

Versuche zur quantitativen Analyse des negativen Phototropismus

von

HANS DIETMAR ZINSMEISTER

[1959]

Versuche zur quantitativen Analyse
des negativen Phototropismus

Inaugural-Dissertation zur Erlangung
des Doktor-Grades der Hohen Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von
Hans Dietmar Zinsmeister
aus München

München, im Juli 1959



5349/60

Berichterstatter: Prof. Dr. L. Brauner

Tag der mündlichen Prüfung: 29. Juli 1959

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methodik	2
C. Ergebnisse	6
1. Wachstum von jungen Stielen und von Fruchtstielen	6
a) Junge Stiele	7
b) Fruchtstiele	10
2. Das phototropische Verhalten von jungen Stielen und von Fruchtstielen	12
a) Junge Stiele	12
b) Fruchtstiele	14
3. Wuchsstoffgehalt der Blütenstiele während verschiedener Entwicklungsstadien	18
4. Oxydasengehalt von jungen Stielen und von Fruchtstielen	22
5. Das Wachstumshormon von <i>Cyclamen persicum</i>	25
6. Phototropisches Verhalten junger Stiele mit künstlich erhöhtem Wuchsstoffspiegel	28
7. Wuchsstoffgehalt der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtstielen	30
8. Versuch eines Nachweises von Riboflavin im Gewebe	32
9. Empfindlichkeit der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtstielen gegenüber β -Indolylessigsäure	35
10. Saugkraft der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtstielen	37
D. Diskussion	41
E. Zusammenfassung	45
Literaturverzeichnis	47



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554014_0077

A. Einleitung

Das Phänomen des negativen Phototropismus von oberirdischen Teilen höherer Pflanzen ist in zweierlei Erscheinungsformen zu beobachten. Die erste ist der negative Phototropismus der *Avena* - Koleoptile, die zweite der postflorale negative Phototropismus vieler Blütenstiele.

Die ersten genaueren Untersuchungen über den negativen Phototropismus der *Avena* - Koleoptile wurden von LUNDEGÅRDH (1911), CLARK (1913), ARISZ (1915) und BREMEKAMP (1921) durchgeführt. Sämtliche Autoren fanden bei einseitiger Belichtung von *Avena* - Koleoptilen mit 6000 bis 20000 Luxsekunden negative Krümmungen. Hierbei zeigte sich, daß diese negative Krümmungsreaktion zwischen der ersten und zweiten positiven Krümmung liegt und von diesen jeweils durch eine Indifferenzphase abgegrenzt ist. ASANA (1938), WILDEN (1939) und OPPEN-
OORTH jr. (1942) fanden bei negativer Reaktion eine asymmetrische Verteilung von Wuchsstoff in der Koleoptilspitze zugunsten der Lichtflanke. Dies wurde teils mit einer Aktivierung von Wuchsstoff durch das Licht, teils mit einem Quertransport von Wuchsstoff zur Lichtflanke erklärt. MEYER und POHL (1956), sowie MEYER (1958) deuten auf Grund neuerer Untersuchungen die negative Lichtkrümmung wie folgt. Die in der Haferkoleoptile als hauptsächlicher Wuchsstoff vorkommende β -Indolylessigsäure wird auf der Lichtflanke bis zu der als Wuchsstoff unwirksamen Anthranilsäure abgebaut. Auf der Schattenflanke erfolgt der Abbau nur bis zur Stufe des Indolaldehyds bzw. der Indolkarbonsäure. Der von der Spitze nachfließende Wuchsstoff wird auf der Schattenflanke von den beiden letzteren Photolyseprodukten blockiert, nach der Lichtflanke abgeleitet und verursacht dort ein stärkeres Wachstum. Daraus resultiert die negative Krümmung.

Die zweite, häufig auftretende negative Reaktionsform ist das Abwenden der Stiele befruchteter Blüten vom Licht.

In "The Movements of Plants" beschrieb DARWIN bereits 1881 diese eigenartige Erscheinung bei *Cyclamen persicum* und deutete sie als Lichtwachstumsreaktion. OEHLKERS (1922) stellte später bei *Tropaeolum maius* fest, daß die negative Reaktion unmittelbar nach der Befruchtung durch erneutes, apikal einsetzendes Wachstum ausgelöst wird. Die gleiche Beobachtung machte SCHMITT (1922) an *Linaria Cymbalaria*. OEHLKERS erzielte auch bei jungen Blütenstielen von *Tropaeolum maius* negative phototropische Krümmungen, wenn er sie vom Internodium abschnitt. Er interpretierte dies dahingehend, daß mit Beginn der Blüte die Stoffzufuhr aus dem Internodium in den Blütenstiel gesperrt wird, was man künstlich durch das Abschneiden junger Stiele vom Internodium erreicht. Der Verbrauch des noch vorhandenen, abgeschlossenen Stoffquantums ruft nun eine Konzentrationsänderung hervor, welche die Voraussetzung für die Induktion einer negativen Krümmung gibt. SCHMITT erhielt mit jungen Blütenstielen von *Linaria Cymbalaria* nach Entfernung der Narbe oder der Antheren ebenfalls eine Umstimmung zur negativen phototropischen Reaktion, die basal einsetzte, wie dies normalerweise nur nach einer Befruchtung erfolgt. Der apikale Teil der Stiele krümmte sich allerdings nur nach erfolgreicher Befruchtung der Blüten vom Licht weg. Die bisher gewonnenen Erkenntnisse gaben Veranlassung, in der folgenden Arbeit diese Erscheinungen an den Blütenstielen von *Cyclamen persicum* unter besonderer Berücksichtigung des Wachstoffschaualtes näher zu untersuchen.

B. Material und Methodik

Sämtliche Versuche wurden mit Kulturrassen von *Cyclamen persicum* ausgeführt. Hierzu dienten aus-

schließlich zwei im Handel befindliche Sorten, die bereits jahrelang durchgezüchtet wurden und daher ein ziemlich reines genetisches Material darstellen. Es waren dies *Cyclamen persicum forma alba* und *Cyclamen persicum Hybr.* mit der Handelsbezeichnung "Perle von Ziehlendorf". Wie sich im Laufe der Versuche zeigte, ist für reizphysiologische Untersuchungen letztere wesentlich geeigneter als *Cyclamen persicum forma alba*. Meist waren 150 bis 200 Stöcke verfügbar. Die Pflanzen standen in den Institutsgewächshäusern im allseitigen Licht bei einer Temperatur von 10 bis 15° Celsius. Stöcke, die vor allem Fruchtstiele liefern sollten, waren in einem anderen Gewächshaus mit höherer Temperatur untergebracht, da die Bestäubung unter anderem sehr temperaturabhängig ist. Die Versuchspflanzen wurden alle 3 Wochen zur besseren Blütenentwicklung mit einem Phosphorpräparat gedüngt, das im Handel unter der Bezeichnung "Hakaphos" erhältlich ist. Die Blüten wurden, wenn möglich, bei Sonnenlicht bestäubt. Zu diesem Zweck wurden die Stöcke kräftig auf ihre Unterlage aufgesetzt, wodurch der Pollen ausfiel und auf die Narben gelangte. Später wurde der Pollen mit dem Fingernagel auf die Narbe übertragen, da mit dieser Methode ein höherer Fruchtansatz zu erreichen war. Der Prozentsatz an nichtbefruchteten Blüten lag jedoch, besonders in den sonnenarmen Wintermonaten, sehr hoch. Die erfolgte Befruchtung zeigte sich ungefähr 2 bis 3 Tage nach der oben erwähnten Behandlung durch Abfallen der Korolle an.

Sämtliche Versuche wurden in einer Dunkelkammer ausgeführt, die eine durchschnittliche Temperatur von 22° Celsius und eine relative Luftfeuchtigkeit von 35 Prozent im Winter und 70 Prozent im Sommer aufwies. Als Raumbelichtung diente eine rote 40 Watt-Philips-Leuchtstoffröhre. Diese hatte den Vorteil einer ziemlich großen Flächenhelligkeit und zeigte ein reines Rotspektrum.

Die Stiele wurden für die Lichtversuche vom Stock isoliert und mittels eines gespaltenen Korken in 25 ml Erlenmeyer-Enghalskolben befestigt. Zur besseren Wasseraufnahme wurden die Stiele am basalen Ende kreuzweise eingeschnitten. Vor Versuchsbeginn standen die jungen Stiele eine Nacht, die alten Stiele mindestens 3 bis 4 Stunden noch im Dunkelraum, um etwaige im Gewächshaus perzipierte Reize auszuschließen. Junge Stiele wurden im Knospen-tragenden Zustand, alte unmittelbar nach dem Abfallen der Korolle verwendet.

Als Lichtquelle zur einseitigen phototropischen Reizung diente eine mattierte 200 Watt-Glühbirne der Firma Osram. Um die Wärmestrahlung der Glühbirne auszuschließen, wurde sie in ein Glasgefäß mit Wasser getaucht, welches mittels einer Kühlschlange aus Kupfer, die an die Wasserleitung angeschlossen war, gekühlt wurde. Die angewandte Lichtintensität betrug in den meisten Fällen 5 000 Lux, die mit einem Lange-Luxmeter ermittelt wurden. Da Versuche mit kürzerer Belichtungsdauer und anschließender Dunkelbeobachtung der Reaktion nur sehr schwache Krümmungen ergaben, wurde Dauerlicht von 5 bis 72 Stunden gewählt. Die Blütenstiele wurden so vor der Lichtquelle aufgestellt, daß sie in ihrer ganzen Länge Licht erhielten. Außerdem wurde meist die Lateralflanke, also die senkrecht zur Blütenebene stehende, belichtet, um eine Überschneidung mit den epinastischen Krümmungen, die bei einer Belichtung der Dorsal- und Ventralflanke stören würden, zu vermeiden.

Die Registrierung der Krümmungen wurde anfangs durch Abzeichnen des Schattenrisses der Stiele, der mit einer orangefarbenen Glühbirne auf einen mit Transparentpapier bespannten Glaschirm geworfen wurde, vorgenommen. Später wurden die Stiele mittels einer Kodak-Retina Ia mit Naheinstellgerät aus einer Entfernung von 80 cm photographiert. Als Filmmaterial wurden Ferrania-Infrarotfilme mit einer Empfindlichkeit von 14/10 Din verwendet (vergleiche BENNET-CLARK, 1951). Bei der Aus-

wertung der Filme mittels eines Lesegerätes für Kleinbildfilme (Micron 4 der Firma Möller und Wedel) konnte eine erhebliche Vergrößerung der Photographien erzielt werden. Die Krümmungen wurden direkt an den auf einen Tisch projizierten Bildern festgestellt. Da bei diesem Objekt ein absolutes Maß der wahren Krümmung infolge der Größe und unterschiedlichen Lokalisierung schwer möglich war, wurde bei allen Stielen einheitlich die horizontale Abweichung des obersten Abschnittes von der Senkrechten zu einer mitphotographierten Bezugslinie gemessen. Zu diesem Zweck wurde an die Medianebene des Stieles der bewegliche Zeiger eines Winkelmessers, dessen Ansatzebene als Bezugslinie diente, gelegt (s. Abb. 1).

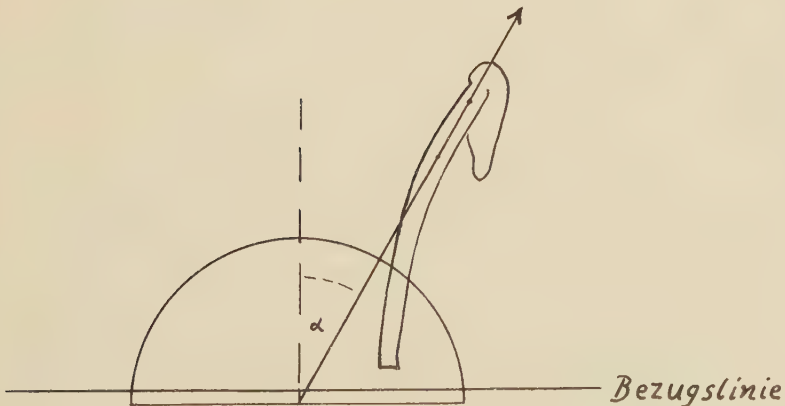


Abb. 1

So konnte der Krümmungswinkel α direkt bestimmt werden.

Zur Wuchsstoffbestimmung fanden der Avena-Krümmungstest und der Avena-Koleoptil-Zylindertest Verwendung. Für alle derartigen Versuche wurde der Hochzuchthafer "Flämings Gold" von der Saatzuchtanstalt Weißenstephan verwendet. ¹⁾ Die Anzucht des Hafers wurde in feuchtem Sägmehl, für den Zylindertest in viereckigen Tonschalen, für den Krümmungstest in kleinen Blumentöpfen, vorgenommen. Diese wurden in einen Dunkelkasten mit sehr hoher Luftfeuchtigkeit bei einer Temperatur von 24° Celsius gestellt. Nachdem die Haferkörner gut angekeimt waren, wurden sie 3 Stunden lang mit Rotlicht bestrahlt, um das Auswachsen des ersten Internodiums zu verhindern. Sobald die Keimlinge eine Länge von 20 bis 25 mm erreicht hatten, meist nach 3 bis 4 Tagen, wurden sie für die in den einzelnen Kapiteln näher beschriebenen Tests verarbeitet. In fast allen Versuchen mit synthetischem Wuchsstoff wurde ein Präparat der β -Indolyl-3-essigsäure von der Firma Merck, Darmstadt, benützt.

Die Meßergebnisse wurden in allen Fällen durch die Errechnung des mittleren Fehlers des jeweiligen Mittelwertes statistisch bewertet.

C. Ergebnisse

1. Wachstum von jungen Stielen und von Fruchtstielen

Vor der Untersuchung der phototropischen Reaktion von jungen Stielen und von Fruchtstielen schien es notwendig, sich zuerst einen Überblick über die Wachstumsverhältnisse dieses Objektes zu verschaffen. Sämtliche Wachstumsmessungen wurden im Dunkeln ausgeführt. Im allgemeinen wurden nur Wachstumsmessungen an abgeschnittenen Stielen vorgenommen, da sie ja auch in diesem Zustand für die Lichtversuche verwendet wurden. Gelegentlich wurden zum Vergleich das Wachstum an am Stock befindlichen Blütenstielen gemessen. Die Stiele wurden

1) Für die großzügige Überlassung des Saatgutes danke ich Herrn Regierungsrat HERMANN von der Bayerischen Saatzuchtanstalt Weißenstephan.

mit einem Gemisch aus Paraffinöl und Kohle in Abständen von einigen cm markiert. Der Zuwachs wurde mehrere Tage hindurch alle 24 Stunden mit einem Stechzirkel gemessen und die entsprechenden Abstände auf Millimeterpapier abgetragen. Da der Abstand zwischen den Markierungspunkten so gewählt wurde, daß der tägliche Zuwachs innerhalb einer solchen Zone mindestens 0.5 bis 1 mm betrug, dürfte die Methode für einen Überblick über die Wachstumsverteilung empfindlich genug sein.

a) Junge Stiele.

Die jungen Stiele waren vor Versuchsbeginn 13 bis 14 cm lang. Für die anschließenden phototropischen Versuche wurden Stiele gleicher Länge ausgesucht. Ganz allgemein kann festgestellt werden, daß das Wachstum in diesem Stadium fast über den ganzen Stiel verteilt ist; bevorzugt ist dabei die Region vom 1. bis zum 5. cm unterhalb des Blütenbodens. Die Zone vom Blü-

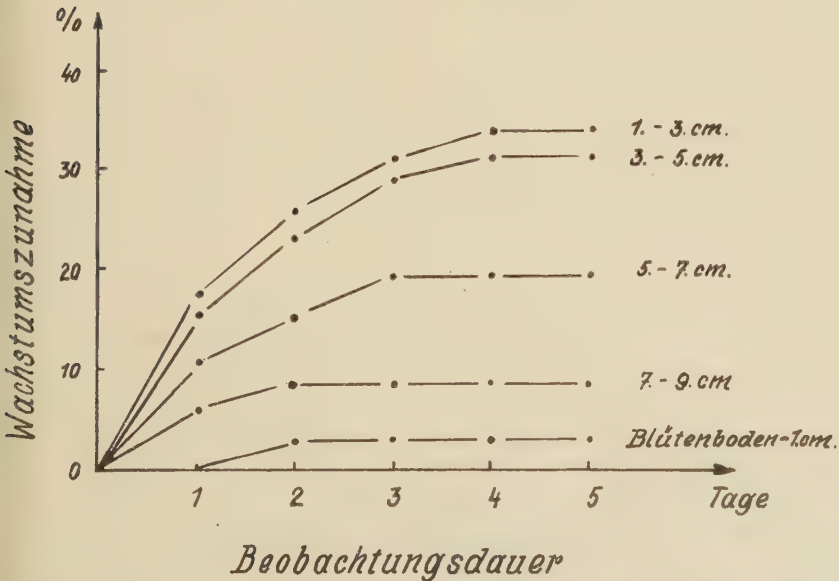


Abb. 2: Verteilung des Wachstums über abgeschnittene junge Blütenstiele.

tenboden bis zum 1. cm wächst sehr schwach. Mit zunehmendem Alter der Blütenstiele verschiebt sich die Wachstumsregion von der Basis zum apikalen Ende. Blütenstiele am Stock zeigen grundsätzlich die gleiche Erscheinung, nur daß das Gesamtwachstum erheblich größer ist.



Abb.3: Gesamtwachstum junger abgeschnittener Blütenstiele.

Wie aus Abb.3 ersichtlich ist, stellen abgeschnittene Blütenstiele nach ca. 4 Tagen ihr Wachstum ein und die Knospen beginnen aufzublühen. Dies könnte teils auf eine Wuchsstoffverarmung, teils auf den durch das Abschneiden verursachten Eingriff zurückzuführen sein. Unversehrte Blütenstiele vermögen noch mehrere Tage nach dem Aufblühen der Knospe weiterzuwachsen, wenn auch schwächer, bis die Blüte voll entwickelt ist. Die oben erwähnte Vermutung, daß das verfrühte Aufblühen abgeschnittener Blütenstiele auf einer Wuchsstoffverarmung beruht, gründet sich auf folgende Beobachtung. Wenn man von

jungen Stielen die Knospe abschneidet und statt dessen Röhrrchen mit einer Lösung von β -Indolylessigsäure aufsetzt, kann man bei günstiger Wahl der Konzentration (10^{-4} molar) das Wachstum ungefähr 2 Tage länger aufrecht erhalten (s. Abb.4). Mit dieser Methode läßt sich jedoch nicht die gleiche Endlänge erzielen wie bei Stockpflanzen; demnach ist also auch noch mit der Nährstoffzufuhr von der Knolle als begrenzenden Faktor zu rechnen.

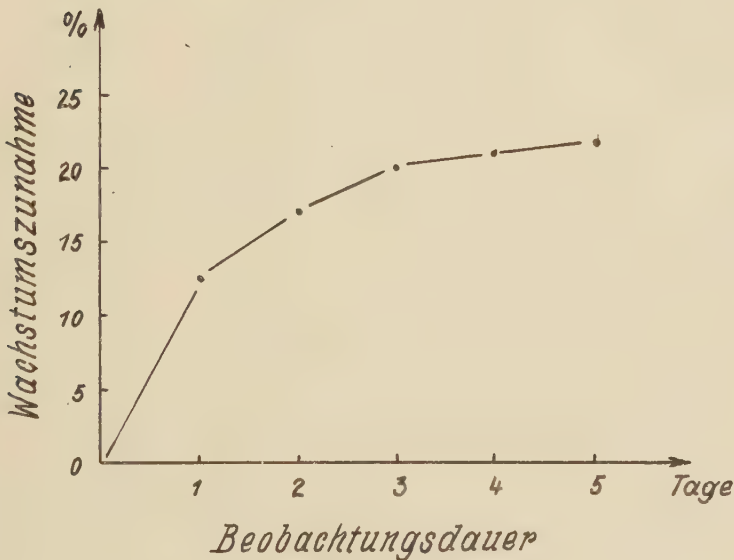


Abb.4: Wachstum abgeschnittener, dekapitierter Blütenstiele bei Zufuhr 10^{-4} molarer β -Indolylessigsäure-Lösung.

Da bei der Dekapitierung das Wachstum der Stiele stark absinkt und bald ganz erlischt, liegt der Schluß nahe, daß die Blütenknospe als Wuchsstoffquelle für den Stiel dient. Die gleiche Situation findet sich bei Keimlingen von *Raphanus* und *Vicia* (DU BUY und NUERNBERGK, 1932). Dagegen unterscheiden

sich die Stiele junger Blütenknospen von *Cyclamen* von den *Avem* - Koleoptilen in einem wichtigen Punkt. Die Verteilung des Wachstum über den ganzen Stiel ist zwar dem *Avem* - Typus ähnlich, hier findet aber keine Regeneration eines Auxinproduktionszentrums, entsprechend der Koleoptilspitze, statt, wenn dieses entfernt wird.

b) Fruchtstiele

Wie bereits angedeutet wurde, ist in Stielen vollentwickelter Blüten das Wachstum beendet. Sobald die Stiele nach Abfall der Korolle ein erhebliches Anschwellen des Fruchtknotens zeigen, ist ein Wiedereinsetzen des Wachstums, allerdings schwächer als bei jungen Stielen, und das Auftreten epinastischer Krümmungen zu verzeichnen. In Abbildung 5 und 6 sind die Zuwachswerte nur für einen Zeitraum von 24 Stunden angegeben, da zu einem späteren Zeitpunkt infolge der starken epinastischen Krümmungen eine genaue Messung nicht mehr möglich war.

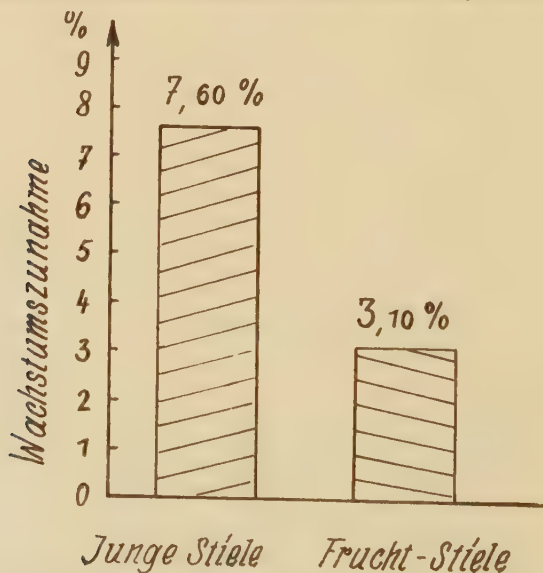


Abb.5: Wachstum abgeschnittener, epinastisch gekrümmter Fruchtsiele im Vergleich mit jungen abgeschnittenen Stielen innerhalb von 24 Stunden.

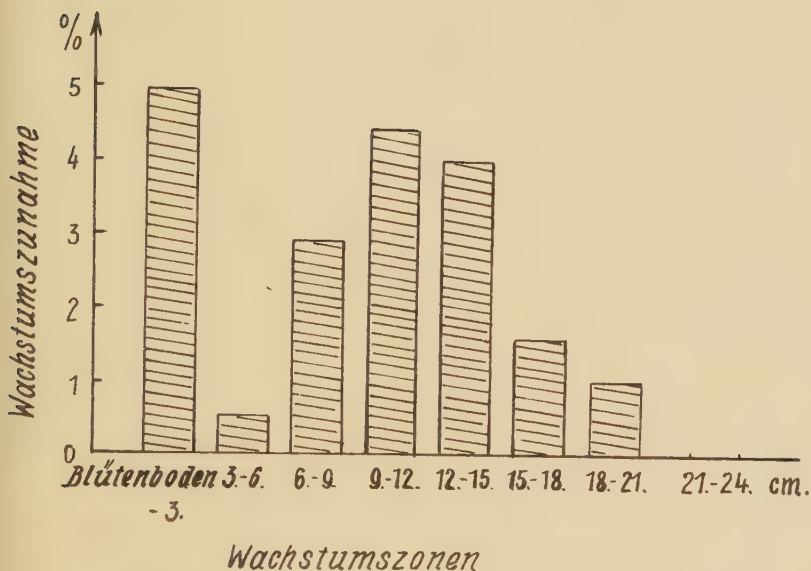


Abb.6: Wachstumsverteilung über abgeschnittene, epinastisch gekrümmte Fruchtstiele.

Wie aus Abbildung 6 ersichtlich, ist bei Fruchtstielen das Wachstum fast über den ganzen Stiel verteilt, wie bei jungen Stielen auch. Es treten in der oberen Hälfte der Stiele jedoch zwei Hauptwachstumszonen auf, die durch eine Zone schwächeren Wachstum voneinander getrennt sind. Darin unterscheiden sie sich von den jungen Stielen.

Das Wachstum von Fruchtstielen am Stock hält meist solange an, bis sie zur Erde gekrümmt sind und die Frucht ein Viertel ihrer endgültigen Größe erreicht hat (6-7 Tage).

Das postflorale Wachstum von *Cyclamen persicum* Hybr. nimmt jedoch keine solchen Ausmaße an wie z.B. bei den Wildformen von *Cyclamen*, *Linaria Cymbalaria*, *Tropaeolum* und *Taraxacum*.

Damit hängt vielleicht zusammen, daß die Fruchtstiele der Kulturformen von *Cyclamen persicum* keine spiralförmigen Einkrümmungen zeigen wie die Wildformen, sondern nur einen Krümmungsbogen von 180° beschreiben.

Bei einer Reihe von Stielen fällt zwar die Korolle ab, aber die weiteren postfloralen Erscheinungen bleiben aus. Sie sind auch gegen einen Lichtreiz unempfindlich und beginnen nach einigen Tagen an der Basis zu faulen.

2. Das phototropische Verhalten von jungen Stielen und von Fruchtstielen

a) Junge Stiele

Aus einigen orientierenden Vorversuchen ergab sich, daß das phototropische Verhalten abgeschnittener Blütenstiele dem von Blütenstielen an der Pflanze fast gleich ist und sich nur gelegentlich im Ausmaß der Krümmungen von den letzteren unterscheidet. Dies kann auf das reduzierte Wachstum der abgeschnittenen Blütenstiele zurückgeführt werden. Die jungen Stiele zeigen bei lateraler Belichtung mit 5 000 Lux eine positive Lichtkrümmung, die nach ungefähr 3 Stunden einsetzt und innerhalb 10 Stunden einen durchschnittlichen Krümmungswert von 39° erreicht (s. Abb. 7). Da bei Belichtungszeiten über 24 Stunden so starke positive Krümmungen auftreten, daß das Licht bei 70 Prozent aller Stiele bereits auf die Schattenflanke fällt, wurden die Versuche mit jungen Stielen nach 24 Stunden abgebrochen.

Die Krümmungen liegen meist im Bereich der Zone maximalen Wachstums. Gelegentlich erstrecken sich die Krümmungen aber auch weit nach der Stielbasis. In diesem Fall kann man jedoch kaum eine echte Reizleitung annehmen, wie dies etwa beim *Avena*-Typus der Fall ist. Dagegen sprechen unter anderem die scharf am apikalen Ende der Stiele lokalisierten Krümmungen bei Objekten, die während des Versuches aufblühen. Die Ursache dafür ist allein in der Verteilung des Wachstums zu suchen. Die Blütenstiele scheinen in ihrem phototropen

Verhalten den *Raphanus* - Keimlingen ähnlich zu sein.
(VAN OVERBEEK 1933)



Abb.7: Lichtkrümmung junger abgeschnittener Stiele bei Dauerbelichtung der Lateralflanke mit 5 000 Lux.

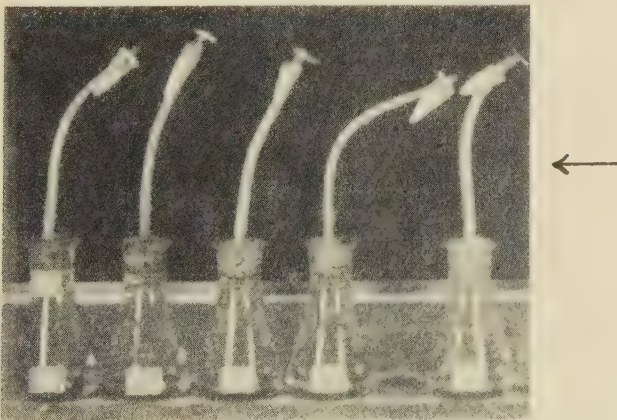


Abb.8: Positive phototropische Krümmung an jungen Stielen nach 10-stündiger, einseitiger lateraler Belichtung mit 5 000 Lux.

b) Fruchtstiele

Bei vielen alten Stielen liegt zwischen dem Abfall der Korolle und dem Einsetzen der negativen phototropischen Krümmung eine Indifferenzphase von mehreren Stunden Dauer (bis zu 12 Stunden). Da die Stiele zwischen dem Abfall der Korolle und der Belichtung nur einige Stunden im Dunkel standen, ist in der Reaktion noch ein Teil der Indifferenzphase mit enthalten (s. Abb. 9). Dies erklärt auch den relativ flachen Anstieg der Kurve während der ersten 24 Stunden.

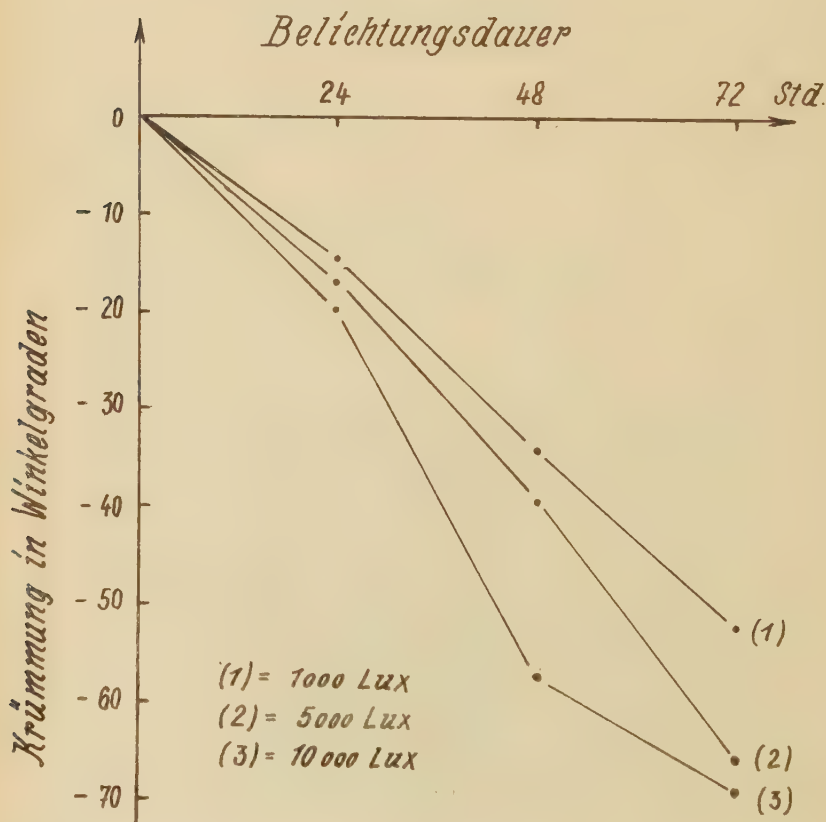


Abb. 9: Negative phototropische Krümmung von Fruchtsielen bei Dauerbelichtung der Lateralflanke mit 10 000, 5 000 und 1000 Lux

Beläßt man aber die Stiele die ganze Indifferenzphase hindurch im Dunkeln, um dort das Einsetzen des postfloralen Wachstums abzuwarten, dann ist nach diesem Zeitraum ein Teil der Stiele bereits so stark epinastisch gekrümmt, daß sie für einen phototropischen Versuch nicht mehr in Frage kommen. Fruchtsiele sind nach 24-stündiger einseitiger lateraler Belichtung mit 5 000 Lux 17° negativ gekrümmt und erreichen in den nächsten 48 Stunden durchschnittlich 65° . Wie aus Abbildung 9 hervorgeht, tritt bei schwächeren und stärkeren Lichtintensitäten ebenfalls eine negative Krümmung von annähernd gleicher Größe auf. Wenn man die Reaktionskurven von jungen Stielen und Fruchtsielen betrachtet, kann man über die Größe der Krümmung in einem bestimmten Zeitraum keinen Vergleich anstellen. Die Ursache liegt darin, daß bei Beginn der Belichtung junge Stiele bereits reaktionsfähig, Fruchtsiele dagegen der anfänglichen Indifferenzphase unterworfen sind. Deshalb setzt bei jungen Stielen die positive Krümmung viel früher ein als bei Fruchtsielen die negative. Es kann also mit Sicherheit nur ausgesagt werden, daß Fruchtsiele nach einer Belichtungsdauer, auf die junge Stiele deutlich positiv reagieren, immer negative Krümmungen aufweisen. Diese Tatsache geht auch aus genaueren Untersuchungen von OEHLKERS gerade über diese Frage hervor. Ebenso wie bei jungen Stielen tritt bei Fruchtsielen sowohl bei dorsaler wie auch bei ventraler Belichtung eine phototropische Krümmung im gleichen Sinne ein. Sie wird aber durch epinastische Bewegungen, die in dieser Ebene ablaufen, beeinflußt. Bei lateraler Lichtgabe wird jedoch die phototropische Krümmung von *Cyclamen persicum* durch die epinastischen Bewegungen nicht beeinträchtigt. Die Ursache, weshalb bei Belichtung der Ventralflanke eine stärkere negative Krümmung auftritt als bei Belichtung der Dorsalflanke, obwohl bei dieser die Richtung des Lichtreizes gleich der Richtung der epinastischen Krümmung ist, wurde noch nicht näher untersucht (vgl. Abb.10).

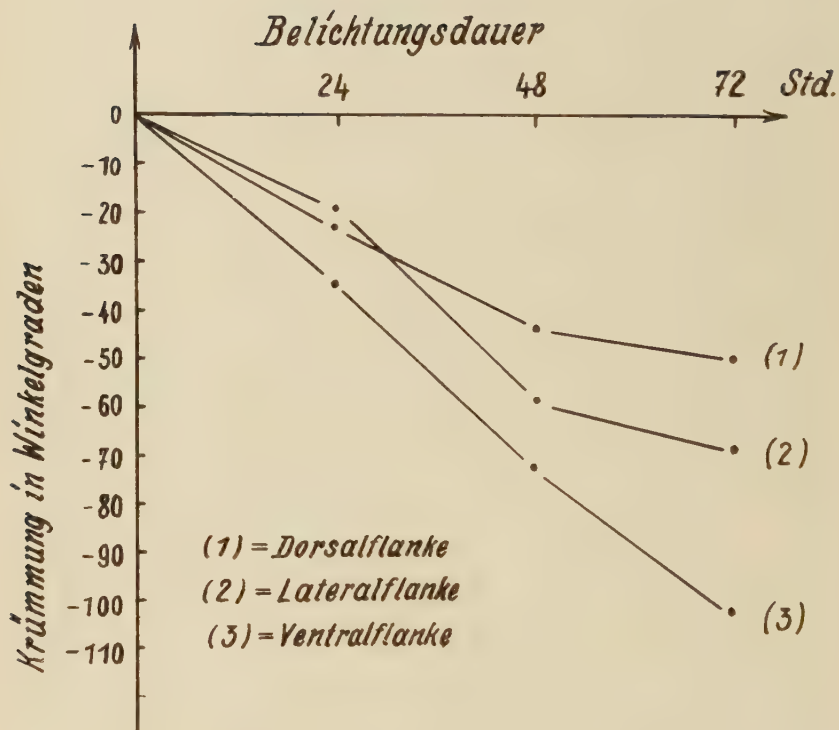


Abb. 10: Negative phototropische Krümmungen von Fruchtsielen, bei lateraler, dorsaler und ventraler Dauerbelichtung mit 5 000 Lux.

Die negativen Krümmungen liegen meist im mittleren Abschnitt der Stiele. Sie lassen sich jedoch gelegentlich auch in der Nähe des apikalen Endes feststellen. Die beiden folgenden Aufnahmen sollen ein Bild von der unterschiedlichen Lokalisierung der Krümmungen geben (s. Abb. 11 und 12).

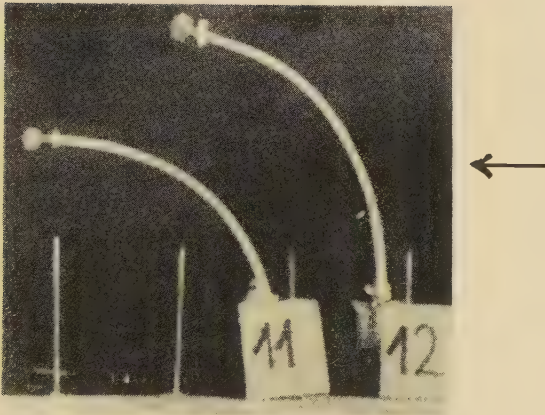


Abb.11: Negative phototropische Krümmung abgeschnittener Fruchtstiele von *Cyclamen persicum* nach 48-stündiger, einseitiger lateraler Belichtung mit 5 000 Lux.



Abb.12: Verschieden lokalisierte negative Lichtkrümmungen von Fruchtstielen am Stock nach 48-stündiger, einseitiger lateraler Belichtung. (ca. 10 000 Lux)

3. Wuchsstoffgehalt der Blütenstiele während verschiedener Entwicklungsstadien

Wie die Ergebnisse der Wachstumsmessungen an Blüten- und Fruchtsielen vermuten lassen, wird das prä- und postflorale Wachstum durch Wuchsstoff, der von der Blütenknospe bzw. von der sich entwickelnden Frucht abgegeben wird, geregelt. Daher wurde eine genauere Untersuchung des Wuchsstoffgehaltes der Blüten- und Fruchtsiele vorgenommen. Um zunächst einen qualitativen Überblick über den Wuchsstoffgehalt der Stiele in den einzelnen Entwicklungsphasen zu erhalten, wurde die Agar-Abfangmethode mit anschließender Prüfung der aufgesetzten Würfel auf den in ihnen enthaltenen Wuchsstoff im Avena-Krümmungstest gewählt.

Es wurde jeweils aus der Hauptwachstumszone ein 10 mm langer Zylinder geschnitten, dem an die untere Schnittfläche ein $1,5 \times 3 \times 3$ mm großes Agarplättchen mittels 10%iger Gelatine angeklebt wurde. Diese Gewebezyylinder wurden mit Gelatine an einem Ständer so befestigt, daß sie durch ihr verhältnismäßig großes Gewicht die Agarplättchen nicht zerdrücken konnten. Der Ständer bestand im wesentlichen aus einem Stück Aluminiumblech, das an beiden Enden zu zwei Schenkeln aufgebogen war, die durch eine Querleiste aus Hartgummi mit runden Ausstanzungen verbunden waren (Abb.13).

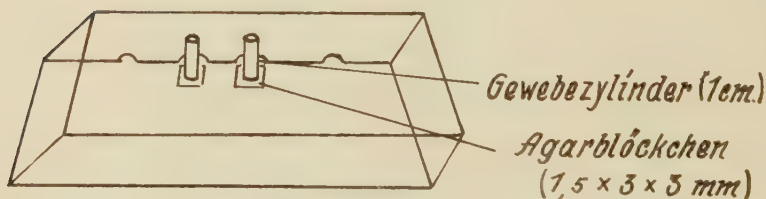


Abb.13.

Nach Beschickung dieser Vorrichtung kam diese mit den Stielstückchen in eine feuchte Kammer, um ein Schrumpfen der Agarplättchen zu verhindern. Nach 3 Stunden wurden die Agarwürfel vom Gewebe getrennt und auf inzwischen schon vorbereitete Avenakoleoptilen einseitig aufgesetzt. Der Test wurde nach der üblichen Methode im Dunkeln durchgeführt (vergl. CHROMETZKA, 1955). Das Ausmessen der Krümmungen wurde nach der von SÖDING (1952) angegebenen Methode vorgenommen. Die Fruchstiele wurden erst 2 Tage nach Abfall der Korolle, nachdem bereits eine epinastische Krümmung eingetreten war, verwendet. Von jedem Entwicklungsstadium standen 10 bis 12 Stiele zur Verfügung.

Aus jungen Stielen mit Knospen konnte eine Wuchsstoffmenge abgefangen werden, die im Avenatest eine Krümmung von durchschnittlich 14° verursachte, während die Agarwürfel, die von Fruchstielen stammten, eine Krümmung von nur 10° hervorriefen (s. Abb. 14).

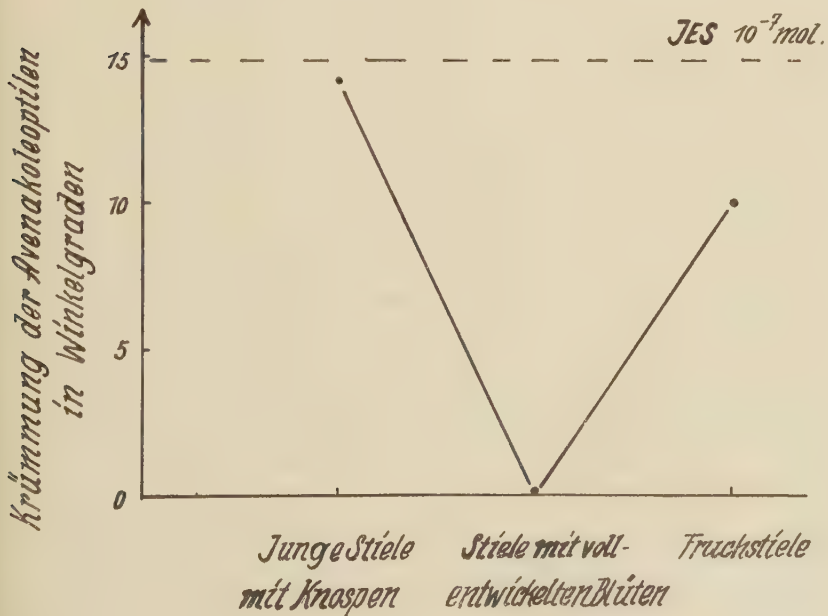


Abb. 14: Wuchsstoffgehalt der Blütenstiele in verschiedenen Entwicklungsphasen, ermittelt durch den Went - Test.

Diese Krümmungen entsprechen denen, die mit in 10^{-7} molarer β -Indolylessigsäure-Lösung vorbehandelten Agarwürfeln erhalten wurden. Stiele vollentwickelter Blüten hingegen gaben keinen Wuchsstoff an den Agar ab (vergl. SÖDING, 1938). Ebenso verhielten sich Stiele, von denen zwar die Korolle bereits abgefallen war, die aber kein postflorales Wachstum und damit verbundene epinastische Krümmungen aufwiesen. Dies spricht dafür, daß bei befruchteten Blüten der Wuchsstoff von den sich entwickelnden Samenanlagen in den Stiel abgegeben wird und nicht durch wuchsstoffhaltigen Pollen in diesen gelangt, wie DOLLFUSS (1936) bei *Nicotiana tabacum* festgestellt hat. Sonst müßte unmittelbar nachdem der Pollen auf die Narbe gelangt ist, eine epinastische Krümmung auftreten. Wucherungen an den Schalen von reifen Samen deuten darauf hin, daß bei der Samenentwicklung im Fruchtknoten mehr Wuchsstoff vorhanden war als zur Fruchtbildung benötigt wurde, deshalb wurde höchstwahrscheinlich ein Teil davon auch an den Stiel abgegeben. In den Stielen befruchteter Blüten kann nach 6 bis 7 Tagen nach Abfall der Korolle noch Wuchsstoff nachgewiesen werden. Bei der weiteren Entwicklung der Frucht sinkt der Wuchsstoffgehalt im Stiel plötzlich ab. Die im Avenatest erzielten Krümmungen mit dem von den Blütenstielen abgefangenem Wuchsstoff sind, wie auch SÖDING am gleichen Objekt gezeigt hat, im Herbst und Frühjahr viel größer als im Winter. Dies dürfte jedoch hauptsächlich auf den als Testpflanze verwendeten Hafer zurückzuführen sein, dessen Auxinempfindlichkeit jahresperiodisch variiert und demzufolge auch auf Agarwürfel mit synthetischem Wuchsstoff entsprechend verschieden reagiert. Daß die Ursache bei den *Cyclamen* liegt, ist ziemlich unwahrscheinlich, da die Hauptvegetationsperiode der Gewächshauspflanzen in die Wintermonate fällt und auch das Längenwachstum der Blütenstiele dann im Vergleich zum Herbst nicht schwächer ist.

Mit dieser Versuchsreihe wurde lediglich nachgewiesen, daß nach der Befruchtung der Blüten ein Wuchsstoffschub vom Fruchtknoten in den Stiel gelangt. Die unterschiedlichen Krümmungswerte beim Avenatest von jungen Stielen und von Fruchtstielen lassen sich infolge der großen Streuung statistisch nicht absichern. Um zu prüfen, ob der Wuchsstoffspiegel von Fruchtstielen höher liegt als der junger Stiele, wurden Extrakte aus diesen Stielen hergestellt und mit dem Avenakoleoptilzylindertest auf ihren Wuchsstoffgehalt untersucht; dieser ist erfahrungsgemäß zum Nachweis größerer Wuchsstoffmengen geeigneter als der Krümmungstest. Dabei kamen junge Stiele sowie Fruchtstiele gleichen Alters wie im vorigen Versuch zur Verwendung. Wiederum wurden 10 mm lange Gewebezylinder aus der jeweiligen Hauptwachstumszone geschnitten. 1 Gramm dieses Materials wurde mit 10 ml absolutem Äthanol bei 0° Celsius (Eisbad) im Mörser zerrieben. Der Gewebebrei wurde durch eine Sinternutsche filtriert und mit 20 ml Äthanol nachgewaschen. Dieser Rohextrakt wurde sodann zur Trockene gebracht und der Rückstand in 10 ml destilliertem Wasser, das auf pH 5.3 gepuffert war, aufgenommen. Anschließend wurden 10 zehn Millimeter lange Koleoptilzylinder in dieser gepufferten Lösung getestet. Die Koleoptilzylinder wurden 3 mm unterhalb der Spitze herausgeschnitten. Als Kontrolle dienten gepuffertes, destilliertes Wasser und gepufferte β -Indolylessigsäure-Lösungen. Die Versuchslösungen wirkten 20 Stunden auf die Objekte ein. Danach wurde der Zuwachs auf einer mit Millimeterpapier beklebten Glasplatte mit Hilfe einer starken Lupe gemessen. Sämtliche Handgriffe wurden in stark gedämpftem Tageslicht ausgeführt (vergl. auch BENTLEY, 1954 und BUSSE, 1954).

Auf Grund der erhaltenen Ergebnisse zeigte sich, daß der Wuchsstoffspiegel von Fruchtstielen höher liegt als der von jungen; die Zuwachsrate im Extrakt von Fruchtstielen ist um 25 Prozent größer als die im Extrakt von jungen Stielen (s. Abb. 15).

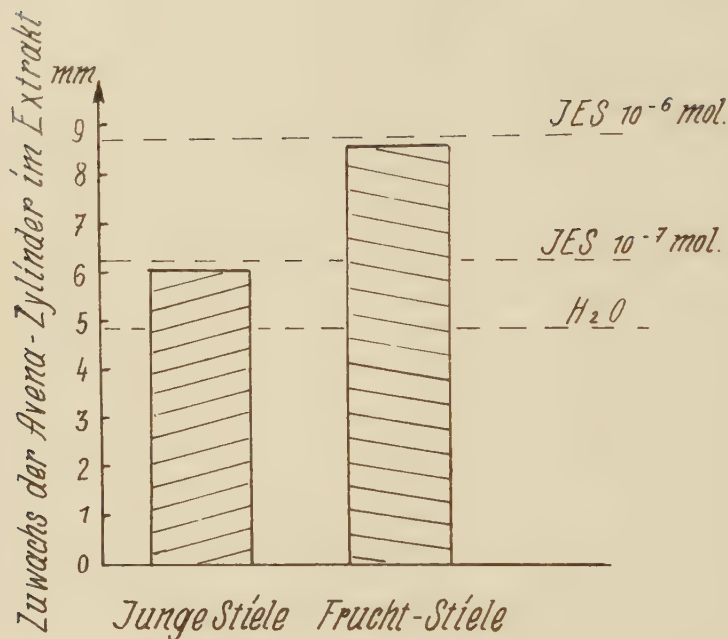


Abb.15: Wuchsstoffgehalt von jungen Stielen und von Fruchtstielen, ermittelt im Avena-Zylindertest.

4. Oxydasengehalt von jungen Stielen und von Fruchtstielen

Die Untersuchungen von TANG und BONNER (1947, 1948) haben gezeigt, daß im Gewebe von etioliierten Keimlingen von *Pisum* ein Enzym vorhanden ist, daß die β -Indolylessigsäure zu oxydieren vermag. Diese Oxydase ist jedoch keineswegs auf etioliierte *Pisum*-Pflanzen beschränkt; sie findet sich auch in grünen *Pisum*-Keimlingen, in *Helianthus annuus* und in *Cyclamen persicum*, wie sich in Vorversuchen herausstellte. GALSTON und DALBERG (1954) fanden weiterhin, daß die Menge der in der Pflanze vorhandenen

Oxydasen dem Wuchsstoffspiegel der Pflanze proportional ist und sich bei Ansteigen des Wuchsstoffgehaltes ebenfalls erhöht ("adaptive formation"). Daher war es von Interesse, ob bei den Fruchtstielen von *Cyclamen persicum*, die Wuchsstoff-reicher sind als die jungen Stiele, auch der Oxydasenspiegel dementsprechend höher liegt.

Zur praktischen Durchführung der Messungen wurden aus den Hauptwachstumszonen von jungen Stielen und von Fruchtstielen, gleichen Alters wie bei der Untersuchung des Wuchsstoffgehaltes, ein Zentimeter langer Zylinder geschnitten und jeweils 3 gr solcher Stielabschnitte zu 10 ml, auf pH 6,1 gepufferter β -Indolylessigsäurelösung (40 g/ml) in 50 ml Erlenmeyerkölbchen gegeben. Als Kontrollen wurden je ein Kölbchen mit der gepufferten β -Indolylessigsäurelösung gleicher Konzentration ohne Gewebe sowie mit auf pH 6,1 gepuffertem destilliertem Wasser mit Gewebe verwendet. Die so beschickten Gefäße wurden dann im Dunkeln bei 30° Celsius auf eine Schüttelmaschine gestellt. Da mit Versuchszeiten von 1 bis 2 Stunden, wie sie bei Erbsen für eine Oxydasen-Reaktion genügen, keine deutlichen Effekte erzielt werden konnten, wurden die Stielstücke 15 Stunden in der Testlösung belassen. Vor und nach dem Versuch wurde der Wuchsstoffgehalt der einzelnen Proben mit Hilfe der Salkowski-Reaktion kolorimetrisch bestimmt. Das dazu benützte Reagens bestand aus 1 ml 0,5 molarer Eisen-III-chloridlösung und 50 ml 30 prozentiger Perchlorsäure (GORDON und WEBER, 1951). Zu je 1 ml Testlösung wurden 2 ml des beschriebenen Reagens pipetiert. Die Proben wurden gut durchgeschüttelt und 30 Minuten lang im Thermostat bei 30° Celsius entwickelt, da nach dieser Zeit die optimale Farbintensität erreicht ist. Sodann wurde die Extinktion der intensiv kirschrot gefärbten Probe in einem photo-elektrischen Kolorimeter von Lange mit Grünfilter gemessen. Der Nullwert wurde mit einer Lösung eingestellt, die anstelle der β -Indolylessigsäurelösung das gepufferte destillierte Wasser aus dem 2. Kontrollkölbchen enthielt. Auf diese Weise wurde die Eigenfarbe des Reagens und eine eventuelle Trübung der Testlösung ausgeschaltet. Um eine Vorstel-

lung von der Menge der zerstörten β -Indolylessigsäure zu erhalten, wurde eine Eichkurve mit genau eingewogenen Mengen von β -Indolylessigsäure aufgestellt. Aus ihr konnte mit Hilfe der Extinktionswerte die noch vorhandene Menge an β -Indolylessigsäure abgelesen werden.

Diese Versuche wurden dreimal mit jeweils 10 bis 12 Stielen wiederholt.

Tabelle 1: Zerstörung der β -Indolylessigsäure durch Oxydasen von jungen Stielen und von Fruchtstielen.

Entwicklungsstadium der Stiele	Versuch	Menge der zerstörten IES ^x in		Ausgangsmenge an IES ^x	Kontrolllösung ohne Gewebe, IES ^x in
		μ /ml	%	μ /ml	μ /ml
junge Stiele mit Knospen	I	22,0	55,0	40,0	40,0
	II	16,2	42,9	38,7	38,7
	III	17,2	44,5	38,7	38,7
Fruchtstiele	I	29,5	73,9	40,0	40,0
	II	26,2	68,7	38,7	38,7
	III	27,2	71,15	38,7	38,7

x IES = β -Indolylessigsäure

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, wurden von den Oxydasen junger Stiele durchschnittlich 47 Prozent der Ausgangskonzentration an β -Indolylessigsäure zerstört, während die Oxydasen von Fruchtstielen durchschnittlich 71 Prozent inaktivierten. Es kann also daraus geschlossen werden, daß bei Fruchtstielen gleichzeitig mit der Erhöhung des Wachstoffspegels auch der Oxydasenspiegel erheblich steigt.

5. Das Wachstumshormon von *Cyclamen persicum*

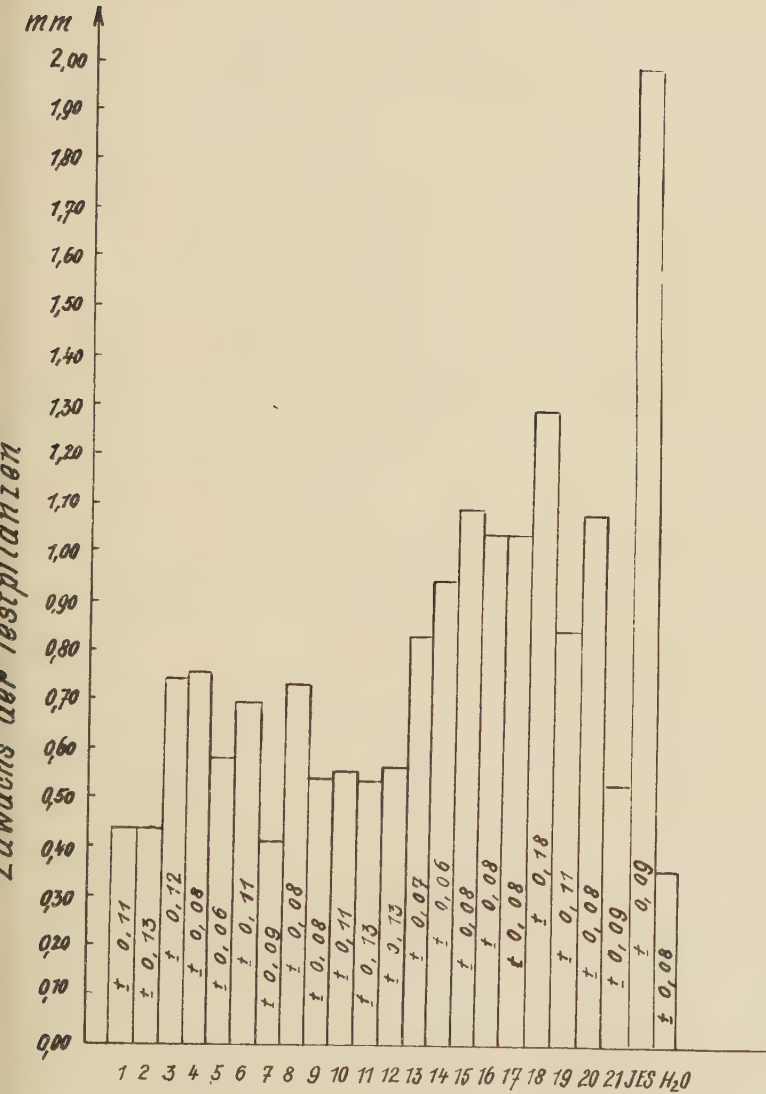
REINERT (1950) sowie WILDMANN und BONNER (1948) ermittelten die β -Indolylessigsäure (Heteroauxin) als den in der Avenakoleoptile am häufigsten vorkommenden Wuchsstoff. Andere Autoren (VON GUTTENBERG und LEHLE-JOERGES, 1947; KRAMER und WENT, 1949 und andere) konnten in den verschiedensten Pflanzenarten ebenfalls β -Indolylessigsäure nachweisen. Bei den besprochenen Abfang- und Extraktionsversuchen wurde stets ein Wuchsstoff erhalten, der im Avena-Krümmungstest und im Avena-Koleoptilzylindertest wirksam war. Außerdem ist im Gewebe eine β -Indolylessigsäure zerstörende Oxydase wirksam. Das Ziel der weiteren Untersuchungen war nun festzustellen, ob bei *Cyclamen persicum* ebenfalls die β -Indolylessigsäure als Wuchsstoff vorhanden ist. Die Identifizierung des unbekannten Wuchsstoffes wurde auf papierchromatographischem Wege vorgenommen. Die Chromatogramme wurden im Biotest und mit einer spezifischen Farbreaktion geprüft. Alle Versuche wurden im Dunkeln ausgeführt.

Zur Chromatographie wurden Methanolextrakte des zu untersuchenden Gewebes hergestellt. Dazu wurden ungefähr 15 bis 20 gr Material von jungen Stielen mit Knospen 6 Stunden lang gefriergetrocknet und mit etwa 50 ml absolutem Methanol homogenisiert. Das Homogenisat wurde in einen Rundkolben abfiltriert und mehrmals mit dem Extraktionsmittel nachgewaschen. Anschließend wurde der Rohextrakt auf einem Wasserbad von 40° Celsius im Vakuum eingeeengt. Das Eindampfen wurde bei einem Volumen von ungefähr 10 ml unterbrochen, da sich meistens Niederschläge bildeten. Der Extrakt wurde 10 Minuten lang mit 10 000 Umdr./Minute zentrifugiert, der Rückstand auf der Zentrifuge mehrmals gewaschen und der klare, überstehende Extrakt bis auf 0,5 ml weiter eingedampft. Dabei erhielt dieser eine sirupartige Konsistenz und wurde in diesem Zustand auf einen Filterpapierbogen (Schleicher & Schüll Selecta-Papier 2043 b) entlang der Startlinie in 1 Zentimeter langen Strichen aufgetragen. Zur Kontrolle wurde jedesmal eine wäßrige Lösung von β -Indolylessigsäure verwendet.

Nachdem die Substanzen eingetrocknet waren, wurden sie eindimensional aufsteigend chromatographiert. Für den Biotest wurde ein Ammoniak-freies Lösungsmittel aus 80 Teilen iso-Propanol mit 1,25 Prozent Eisessig und 20 Teilen 20%igem Ammonazetat gewählt, um eine Zerstörung möglicherweise vor-handener, labiler Indolderivate zu verhindern. Chromatogramme, die mit einer Farbreaktion geprüft werden sollten, wurden außerdem noch mit einem zweiten Lösungsmittel chromatographiert, das 80 Teile iso-Propanol, 10 Teile Ammoniak und 10 Teile Wasser enthielt. Nachdem die Lösungsmittel ungefähr 20 cm durchlaufen hatten, wurden die Chromatogramme herausgenommen und über Nacht getrocknet. Am darauffolgenden Tag wurde ein Teil der Chromatogramme für den Biotest verwendet, der andere Teil wurde mit einem für Indolkörper spezifischen Reagens entwickelt.

Für den Biotest wurde das Papierchromatogramm jeweils in 1 Zentimeter breite Teilstücke zerschnitten, Ungefähr 3 bis 4 solche Abschnitte aus den Zonen gleicher Steighöhe wurden mit 2 ml n/60 primären Kaliumphosphat, das 2 Prozent Saccharose enthielt, in einem Petrischälchen eluiert und gleichzeitig durch Zugabe von 10 vier Millimeter langen Koleoptilzylindern auf den in ihnen enthaltenen Wuchsstoff untersucht. Die Koleoptilzylinder wurden 3 mm unterhalb der Spitze mit einem Schneider, der aus 2 vier Millimeter von einander entfernten Rasierklingen bestand, herausgeschnitten und 3 Stunden in Aqua destillata mit einem Zusatz von 1 mg Mangansulfat (NITSCH und NITSCH 1952) gewaschen, wodurch der Zuwachs der Auxin-freien Kontrolle stark reduziert werden konnte. Die Petrischälchen wurden 20 Stunden lang bei 25° Celsius auf eine Schüttelmaschine gestellt. Danach wurde der Zuwachs der Zylinder auf Millimeterpapier mit einem Binokular (16-fache Vergrößerung) gemessen.

Die übrigen Chromatogramme wurden mit 1 Prozent p-Dimethyl-amino-benzaldehyd in 50 Prozent absolutem Äthanol und 50 Prozent konzentrierter Salzsäure besprüht.



Zonen des Chromatogramms in Abständen von 1cm.

Abb.16: Zuwachs der Koleoptilzylinder in den Eluaten der einzelnen Chromatogrammabschnitte.

Die Eluate der Chromatogrammabschnitte vom 13. bis zum 18. Zentimeter und vom 20. Zentimeter riefen im Biotest ein zwei- bis vierfaches Wachstum der Koleoptilzylinder gegenüber den Wasserkontrollen hervor (s. Abb. 16). (Für die Wasserkontrolle wurde die gleiche Anzahl von Chromatogrammabschnitten aus einer Zone, in der keine Substanz enthalten war, in Phosphatlösung eluiert.) Die als Testsubstanz mitgelaufene β -Indolylessigsäure war zwischen dem 15. und dem 18. Zentimeter nachzuweisen; so ist es wahrscheinlich, daß in den Blütenstielen β -Indolylessigsäure als Wuchsstoff vorhanden ist. Die im Eluat vom 13. und 14. Zentimeter auftretende Wuchsstoffwirkung dürfte auf eine "Schwanzbildung" des Fleckens zwischen dem 15. bis 18. Zentimeter auf dem Chromatogramm zurückzuführen sein. Das Eluat von den Abschnitten der 20-Zentimeter-Zone scheint jedoch noch einen anderen Wuchsstoff zu enthalten, da dieser Bereich von dem vorher erwähnten deutlich abgesetzt ist.

Die Farbreaktion mit p-Dimethyl-benzaldehyd ergab auf sämtlichen Chromatogrammen in Höhe des bläulich-rosa gefärbten, deutlichen Fleckens der als Kontrollsubstanz verwendeten β -Indolylessigsäure nur schwache Flecken der gleichen Farbe.

6. Phototropisches Verhalten junger Stiele mit künstlich erhöhtem Wuchsstoffspiegel

Die bereits erwähnte Erhöhung des Wuchsstoffspiegels in den Fruchtstielen könnte zur Folge haben, daß damit eine für den Stiel supraoptimale Wuchsstoffkonzentration im Gewebe erreicht wäre. Der postflorale negative Phototropismus könnte dann z.B. durch folgenden Mechanismus ausgelöst werden. Eine Photooxydation des Wuchsstoffes in der belichteten Flanke würde die vorhandene Konzentration wieder so weit verringern, daß sie in den optimalen Bereich der Auxinwirkungskurve rücken würde und das Wachstum der Lichtflanke über das der Schattenflanke steigen ließe. Um diese Erklärungsmöglichkeit zu prüfen, wurde jungen Stielen mittels Glasröhrchen apikal eine supraoptimale β -Indolylessigsäure-Lösung (10^{-3} bzw. 10^{-2} molar)^x verabreicht mit der Absicht, bei künstlicher Erhöhung des Wuchsstoffspiegels

^x Bei dieser Versuchsreihe wurde ein 83%iges Salz der β -Indolylessigsäure von der Firma Bayer, Leverkusen, verwendet.

ebenfalls negative phototropische Krümmungen zu erzielen. Erstaunlicherweise reagierten jedoch alle Stiele stark positiv (s. Abb. 17).

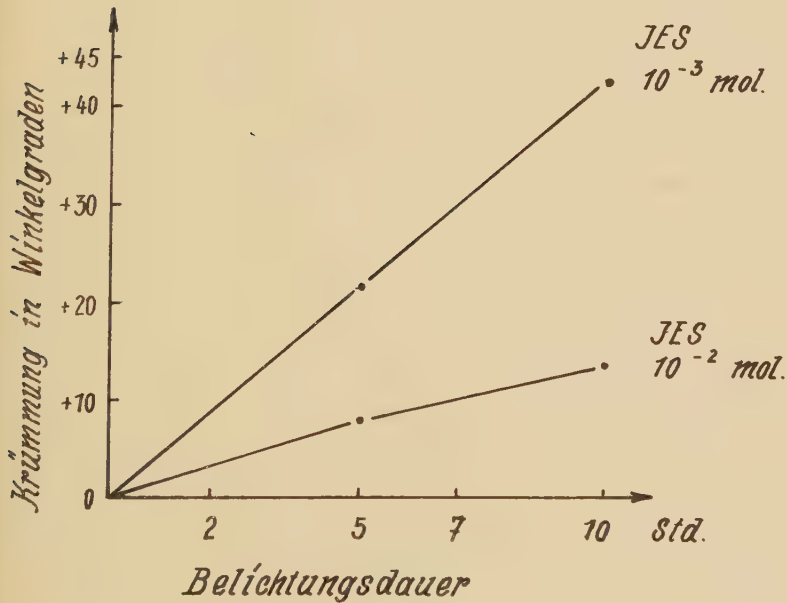


Abb. 17: Phototropische Krümmung einseitig lateral belichteter, junger Stiele bei symmetrischer Zufuhr von 10⁻³ bzw. 10⁻² molarer β -Indolylessigsäure.

(Vergleichsweise sei erwähnt, daß diese Konzentrationen bei Wachstumsversuchen gegenüber der optimalen Konzentration (10⁻⁴ molar) bereits hemmend wirken.)

7. Wuchsstoffgehalt der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtsielen

Zunächst lag also der Gedanke nahe, die inverse Reaktionsrichtung von jungen Stielen und von Fruchtsielen auf eine entsprechende Asymmetrie der Wuchsstoffverteilung zurückzuführen. Nach den bisherigen Vorstellungen müßte in der Lichtflanke der positiv reagierenden Organe weniger Wuchsstoff anzutreffen sein als in der Schattenflanke, während in den negativ reagierenden Stielen der Wuchsstoffgehalt auf der Schattenflanke geringer sein müßte. Um die Voraussetzungen für einen solchen Mechanismus zu prüfen, sollten nun erst einmal die tatsächlichen Wuchsstoffverhältnisse der Licht- und Schattenflanken von positiv und negativ reagierenden Stielen ermittelt werden. Zu diesem Zweck wurden bei Stielen, an denen eine deutliche Lichtkrümmungsreaktion beobachtet werden konnte, die Licht- und Schattenflanke voneinander getrennt und auf die darin enthaltenen Wuchsstoffmengen untersucht. Dazu wurden die Krümmungszonen in 5 mm lange Zylinder geteilt und diese mit einer Rasierklinge gewichtsgleich in Licht- und Schattenflanke gespalten. Der durchschnittliche Gewichtsunterschied betrug 5 Prozent. Diese Spaltheilften wurden auf 1.5 x 3 x 3 mm große Agarplättchen gesetzt und in eine feuchte Kammer gebracht. Da Gewebestücke ihren Wuchsstoff umso schneller abgeben, je kürzer sie sind (DU BUY und NUERNBERGK, 1932; SÖDING, 1938), konnte die Abfangzeit auf 2 Stunden herabgesetzt werden. Außerdem hatte diese Methode gegenüber einem früheren Versuch den Vorteil, daß die Zylinder direkt auf die Würfel gestellt werden konnten. Zur Prüfung der in den Agar abgegebenen Wuchsstoffmengen wurden je 20 Agarblöckchen in kleinen, hohen Petrischälchen mit 2 ml n/60 primären Kaliumphosphat, das 2 Prozent Rohrzucker enthielt, eluiert. Dann wurden fünf 10 mm lange Haferkoleoptilen in die Lösung eingebracht. Die Koleoptilen wurden wiederum nach der Methode von NITSCH und NITSCH (1952) 3 Stunden lang in aqua destillata, mit einem Zusatz von 1 mg Mangansulfat pro Liter, gewaschen. Die Proben wurden 20 Stunden bei 25° Celsius auf eine Schüttelmaschine gestellt. Das Schütteln

begünstigt, wie Vorversuche zeigten, den Zuwachs. Dies ist möglicherweise auf die bessere Durchlüftung zurückzuführen. Danach wurde nach der üblichen Methode der Zuwachs gemessen. Dieser Test hatte den Vorteil, daß die Streuung wie auch die möglichen Fehlerquellen geringer waren als beim Krümmungstest. Außerdem ließen sich mit dieser Methode die Agarwürfel fast gleichzeitig verarbeiten. Für den beschriebenen Versuch standen insgesamt 15 junge und 12 alte Stiele zur Verfügung. Die Bestimmung an weiteren Stielen mit verschiedenen anderen Testen, z.B. Avenakrümmungstest nach WENT und Avenakrümmungstest nach FUNKE, führte zu den gleichen Ergebnissen. Bei jungen Stielen konnte niemals ein eindeutiger Unterschied im Wuchsstoffgehalt der Licht- und Schattenflanke festgestellt werden. Bei *Cyclamen* tritt mit β -Indolylessigsäure-Lösungen erst bei Veränderung der untersuchten Konzentrationsstufen um eine Zehnerpotenz ein Wachstumsunterschied von 0.5 mm auf. Dieselbe Konzentrationsänderung ruft beim Avenazy lindertest einen Unterschied in der Zuwachsrates von 1.5 mm hervor. Diese Zahlen müssen bei der Beurteilung der Auxinverteilung beider Flanken zugrundegelegt werden. Folglich müßte sich ein meßbarer Unterschied zwischen dem Wuchsstoffgehalt der Agarwürfel von der Lichtflanke und der von der Schattenflanke im Avenatest mit einem Unterschied von dieser Größenordnung äußern.

Bei Fruchtstielen kann ein leichter Unterschied im Wuchsstoffgehalt zugunsten der Lichtflanke festgestellt werden, der sich aber auf Grund der bisherigen Ergebnisse statistisch nicht hinreichend sichern ließ. Sollte sich in späteren Versuchen dieser Unterschied als wirklich signifikant erweisen, könnte an eine eventuelle Aktivierung oder Neubildung des Wuchsstoffes durch das Licht gedacht werden.

Tablle 2: Ermittlung des Wuchsstoffgehaltes der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtstielen durch den Avenazy lindertest. Dauerlicht: 5 000 Lux.
(IES = β -Indolylessigsäure)

Entwicklungs- stadium der Stiele	An- zahl	Zuwachs der Testpflan- zen in mm		IES- Kon- trolle 5·10 ⁻⁷ mol.	Wasser- Kontrolle
		Licht- flanke	Schatten- flanke		
Junge Stiele mit Knospen	15	2.85 $\pm$ 0.12	3.00 $\pm$ 0.13	3.10 $\pm$ 0.15	1.05 $\pm$ 0.12
Fruchtstiele	12	2.40 $\pm$ 0.18	1.90 $\pm$ 0.14	3.10 $\pm$ 0.15	1.05 $\pm$ 0.12

8. Versuch eines Nachweises von Riboflavin im Gewebe

Unter Berücksichtigung der Ergebnisse der vorhergehenden Versuche kann bei jungen Stielen von *Cyclamen persicum* kaum mit einer einseitigen Photo-Oxydation von Wuchsstoff gerechnet werden. Um etwaige weitere Anhaltspunkte für diese Annahme zu finden, wurde anhand verschiedener Methoden ein Nachweis von Riboflavin in Blütenstielgewebe versucht, da bekanntlich Riboflavin in vitro eine Zerstörung von β -Indolylessigsäure durch Licht sensibilisieren kann (Brauner L. 1953, Brauner L.u.M.Brauner 1954 u.a.). Die für die Versuche nötigen Pflanzenextrakte wurden nach folgenden Verfahren im Rotlicht hergestellt.

1. Extraktion mit Wasser: 10 g Gewebe wurde mit 10 ml aqua destillata homogenisiert. Das Homogenisat wurde auf 20 ml aufgefüllt.
2. Extraktion mit n/10 Salzsäure (modifiziert nach STRONG, 1955): Die gleiche Menge Gewebe wurde mit 10 ml n/10 Salzsäure verrieben und 30 Minuten bei 1 Atmosphäre autoklaviert. Nach dem Abkühlen wurde der pH mit n/10 Natronlauge auf 4,5 eingestellt. Darnach wurde der Extrakt filtriert und mit aqua destillata auf 20 ml aufgefüllt.

3. Extraktion mit n/10 Schwefelsäure unter Zusatz eines Enzympräparates (nach BELOSERSKI und PROSKURJAKOW, 1956):
wiederum die gleiche Menge Pflanzenmaterial wurde mit 75 ml n/10 Schwefelsäure 45 Minuten im Wasserbad gekocht. Nach Abkühlen der Flüssigkeit wurden 30 mg Mycel von *Penicillium notatum*, die in 0,3 molarem Natriumazetat suspendiert worden waren, zur Freisetzung des gebundenen Riboflavin zugesetzt. Daraufhin wurde der Extrakt mit Natriumazetat auf pH 5,0 gebracht und über Nacht bei 37° Celsius entwickelt. Am folgenden Tag wurde auf 100 ml aufgefüllt und filtriert.

Diese Extrakte wurden nun nach zwei verschiedenen Methoden weiterverarbeitet.

Zu 5 ml des Wasser- bzw. des Salzsäureextraktes wurden 5 ml β -Indolylessigsäure in einer Konzentration von 40 g/ml pipetiert. Ein Teil dieser Lösungen wurde anschließend in flachen Petrischalen (Schichtdicke der Lösung 1 cm) mit 5 000 Lux von oben belichtet (vergl. L. BRAUNER, 1953). Als Kontrolle dienten Extrakte, die außer der β -Indolylessigsäure noch einen Zusatz von 5 g/ml Riboflavin enthielten, sowie β -Indolylessigsäurelösungen mit Riboflavin. Nach Beendigung des Versuches wurden die noch vorhandenen Mengen an β -Indolylessigsäure mit dem Salkowski-Reagens kolorimetrisch bestimmt (vergl. Seite 23). Zur Einstellung des Nullwertes diente der mit dem Reagens versetzte Extrakt, um die Eigenfarbe des Reagens und des Anthozyan auszuschließen.

Tabelle 3: Belichtung von Stielextrakten mit β -Indolylessigsäure bzw. mit β -Indolylessigsäure und Riboflavin.
(Belichtungsstärke 5 000 Lux)

Testlösungen	Extraktions- methode	Versuchs- dauer in Minuten	Extinktion Lichtprobe	Extinktion Dunkelprobe
Extrakt von jungen Stielen	Wasserextr.	60	0,201	0,181
+ IES(20 γ /ml) ^{x)}	Salzsäuree.	30	0,230	0,206
Extrakt von Fruchtstielen	Wasserextr.	60	0,223	0,206
+ IES(20 γ /ml)	Salzsäuree.	30	0,205	0,205
Extrakt von jungen Stielen	Wasserextr.	60	0,026	0,215
+ IES(20 γ /ml)				
+ Riboflavin (5 γ /ml)				
IES (20 /ml)+ Riboflavin (5 γ /ml)		30	0,040	0,235
Extrakt von Fruchtstielen ^{xx)}	Wasserextr.	30	0,680	0,635

x) IES = β -Indolylessigsäure. Die Zahlenwerte geben die IES-Konzentration der gesamten Lösung an.

xx) Für die kolorimetrische Messung des Extraktes ohne Zusätze wurde der Nullwert mit reinem Wasser eingestellt.

Bei diesen Versuchen trat bei Belichtung eine Zerstörung der β -Indolylessigsäure nur dann ein, wenn die Extrakte außer dem Wachststoff noch künstlich zugesetztes Riboflavin enthielten. Die merkwürdige Erscheinung, daß die Extinktionswerte belichteter Proben ohne Riboflavinzusatz meist etwas höher lagen als die Werte der Dunkelkontrollen, könnte möglicherweise auf eine Veränderung des Anthozyans in den Extrakten im Licht zurückzuführen sein, da der in der Tabelle zuletzt angeführte Versuch mit reinem Anthzyanextrakt das gleiche Phänomen zeigt. Daß dieser geringe Unterschied durch eine Exydasewirkung in den Dunkelkon-

trollen zustande kommt, ist unwahrscheinlich, weil sich Proben, die mit Säure gekocht wurden, genauso verhielten.

Der nach Methode 3 gewonnene Extrakt wurde papierchromatographisch geprüft. Zu diesem Zweck wurden auf einen Filterpapierbogen (Schleicher & Schüll, 2043 b) mit einer Mikropipette 0,10 ml Extrakt und daneben als Vergleichssubstanz 0,01 γ Riboflavin in Lösung aufgetragen. Das Lösungsmittel für das Chromatogramm bestand aus 4 Teilen Äthanol und 1 Teil Wasser. Nach 16-stündiger Laufzeit wurde das Chromatogramm herausgenommen, getrocknet und anschließend mit einer UV-Lampe auf die Fluoreszenz der Substanzen untersucht. Es zeigte sich eine schwache Fluoreszenz oberhalb der Startlinie des Extraktes, die jedoch nicht mit der Fluoreszenz des mitchromatographierten Riboflavin gleichgesetzt werden kann, da sie sich von dieser in Farbe und Lage unterschied.

9. Die Empfindlichkeit der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtsielen gegenüber β -Indolylessigsäure

Wie schon früher vermutet wurde, könnte bei einer phototropischen Krümmung das unterschiedliche Reaktionsvermögen der Licht- und Schattenflanke gegenüber β -Indolylessigsäure von Bedeutung sein (VAN OVERBEEK, 1933). Daher wurde in den folgenden Versuchen die Wachstumsreaktion der Licht- und Schattenflanke von jungen und von Fruchtsielen von *Cyclamen persicum* in β -Indolylessigsäure-Lösungen gemessen. Bei Vorversuchen stellte sich heraus, daß der Zuwachs bei intakten Stielen in β -Indolylessigsäure-Lösungen viel geringer ist als der bei dekapitierten Stielen. Für diese Versuche erwies sich die folgende Methode als sehr geeignet. Vor der Belichtung wurden die Knospen bzw. Fruchtknoten direkt unterhalb des Blütenbodens von den Stielen abgeschnitten. Um einer Austrocknung vorzubeugen, wurden die Schnittflächen mit wasserhaltigem Wollfett bestrichen. Die Stiele wurden wiederum solange lateral mit 5 000 Lux beleuchtet, bis deutliche positive bzw. negative Krümmungen auftraten. Dann wurden sie in Licht- und Schattenflanke geteilt

und die 1 cm langen Teilstücke in β -Indolylessigsäure-Lösungen gleicher Konzentration gegeben. In Petrischalen von 9 cm Durchmesser kamen in 30 ml Lösung jeweils 15 bis 25 Spalthälften. Die Petrischalen wurden dann 8 Stunden bei 25° Celsius auf eine Schüttelmaschine gestellt. Für junge Stiele eignete sich am besten eine β -Indolylessigsäure-Konzentration von 10^{-5} molar, für alte eine Konzentration von 10^{-4} molar. Die Länge der Spaltstücke wurde vor und nach Versuchsbeginn mit Hilfe einer starken Lupe genau gemessen, die eine Ablesung bis auf 0,2 mm erlaubte. Bei jungen Stielen erschien die Lichtflanke leicht gehemmt, doch war der Unterschied zwischen den beiden Flanken nicht signifikant; alte Stiele wiesen dagegen einen deutlichen, bis zu 26% gesicherten Unterschied von ungefähr 29 Prozent zugunsten der Lichtflanke auf.

Tabelle 4: Empfindlichkeit der Licht- und Schattenflanke von jungen und alten Stielen gegenüber β -Indolylessigsäure.

(IES = β -Indolylessigsäure)

Entwicklungs- stadium der Stiele	Anzahl	Zuwachs in IES-Lösungen in mm		IES- Konzentration
		Lichtflanke	Schatten- flanke	
Junge Stiele mit Knospen	8	1.78 $\pm$ 0.19	1.98 $\pm$ 0.22	10^{-5} molar
Frucht- stiele	7	1.78 $\pm$ 0.10	1.25 $\pm$ 0.12	10^{-4} molar

Das würde also bedeuten, daß bei alten Stielen durch das Licht das Reaktionsvermögen der Lichtflanke gegenüber Wuchsstoff erhöht wird. Diese Erscheinung muß in späteren Untersuchungen noch genauer nachgeprüft werden, da der Mechanismus der Reaktion durch die vorliegenden Ergebnisse noch nicht völlig erklärt werden kann. Außerdem ist der beobachtete Grundeffekt statistisch nur mit 93 Prozent gesichert.

10. Saugkraft der Licht- und Schattenflanke von jungen Stielen und von Fruchtstielen

Da sich aus den bisherigen Versuchen, bei denen stets mit einer Lichtwirkung auf den Wuchsstoff gerechnet wurde, keine einwandfreien Erklärungsmöglichkeiten für den Phototropismus der *Cyclamen*-Blütenstiele ergaben, wurde nun nach einem vom Wuchsstofffaktor unabhängigen Mechanismus gesucht. In frühen Arbeiten (GIUS, 1907; KERSTAN, 1907 und TRÖNDLE, 1910) wird gelegentlich an eine Veränderung des osmotischen Systems der Pflanze durch Licht gedacht. Die Lichtwirkung könnte eine Erhöhung bzw. Verminderung der Permeabilität, der Saugkraft und damit des Turgors verursachen. Daß solche Vorstellungen berechtigt sind, zeigten u.a. L.BRAUNER und M.BRAUNER, 1936, 1940, 1947 sowie L.BRAUNER, 1935 II und 1948, die lichtbedingte Permeabilitäts- und Turgorreaktionen feststellen konnten. Im folgenden wurde in Anlehnung an diese Untersuchungen von der großen Anzahl der möglichen Lichtwirkungen auf das osmotische System der Pflanze vorerst nur auf die Saugkraft und die Wasserpermeabilität untersucht. Auf Grund entsprechender Versuche über die geotropische Induktion war nämlich an die Möglichkeit zu denken, daß der phototropische Reiz zu ähnlichen Primärveränderungen führen könnte (vgl. WARNER 1928, BEYER 1932, METZNER 1934).

Junge und alte Stiele wurden solange einseitig belichtet, bis sie sich deutlich positiv bzw. negativ gekrümmt hatten. Daraufhin wurde die Krümmungsregion in 1 cm-lange Stücke geteilt, die dann in Licht- und Schattenflanke gespalten wurden. Jeweils 7 bis 9 solcher Spalthälften, die ein Gesamtgewicht von 300 bis 500 mg hatten, wurden auf der Analysenwaage gewogen und sodann in eine Konzentrationsreihe von Mannit und in reines Wasser eingebracht. Es wurde stets darauf geachtet, daß die Licht- und Schattenflanke des gleichen Gewebezylinders miteinander verglichen wurden. Nach 2 Stunden wurden die Lösungen abgossen, das Gewebe mit Zellstoff sorgfältig abgetrocknet und nochmals gewogen. Aus dem Verlauf der Gewichtsänderung ließ sich dann

die Saugkraft der Gewebe ermitteln. Da gegen Ende der Blühzeit von *Cyclamen persicum* für diese Versuche, besonders für die mit Fruchtsielen, sehr wenig Material zur Verfügung stand, können nur für die Endpunkte der Saugkraftskurven mehr als 3 Einzelwerte angegeben werden. Diese Versuche geben deshalb lediglich einen orientierenden Überblick über etwaige, sich in der Pflanze abspielende Lichtreaktionen der osmotischen Zustandsgrößen. Sie müssen zu einem späteren Zeitpunkt mit wesentlich mehr Material wiederholt und vor allem unter Berücksichtigung der übrigen möglichen osmotischen Veränderungen gründlich überprüft werden. Aus den bisherigen Resultaten läßt sich jedoch mit den oben erwähnten Einschränkungen bereits folgendes sagen (s. Abb. 18). Die Licht- und Schattenflanke junger Stiele unterscheiden sich in ihrer Saugkraft nur wenig. Stellt man aber die Gewichtszunahmen von Licht- und Schattenflanke in reinem Wasser einander gegenüber, so läßt sich feststellen, daß die Schattenflanke um 13 Prozent mehr Wasser aufzunehmen vermag als die Lichtflanke. Daraus ist zu schließen, daß der eigentlich entscheidende Faktor bei der Lichtreaktion eine Veränderung der Wasserpermeabilität sein muß. Für die Vermutung, daß die Wasserpermeabilität der Schattenflanke in beiden Richtungen höher ist als die der Lichtflanke, spricht ferner die Beobachtung, daß im stark hypertonischen Medium die Schattenseite mehr Wasser verliert als die Lichtseite. Die Beziehungen dieser Erscheinungen zum Mechanismus des Phototropismus können jedoch erst durch Belichtungsversuche unter Wasser und durch Ermittlung der Vergleichswerte für die Wasseraufnahme und -abgabe der Dunkelkontrollen verständlich werden. Da für diese noch keine Bestimmungen vorliegen, stellen die angegebenen Zahlen lediglich Relativwerte dar. Bei Fruchtsielen scheint diese Permeabilitätsverschiebung bei einseitiger Lichtwirkung nicht mehr aufzutreten. Die Bestimmungskurven der Saugkraft solcher Stiele verlaufen in ihrer ganzen Länge vollkommen parallel (Abb. 19). Andererseits ist der Abstand zwischen ihnen äußerst gering. Dies läßt auf Saug-

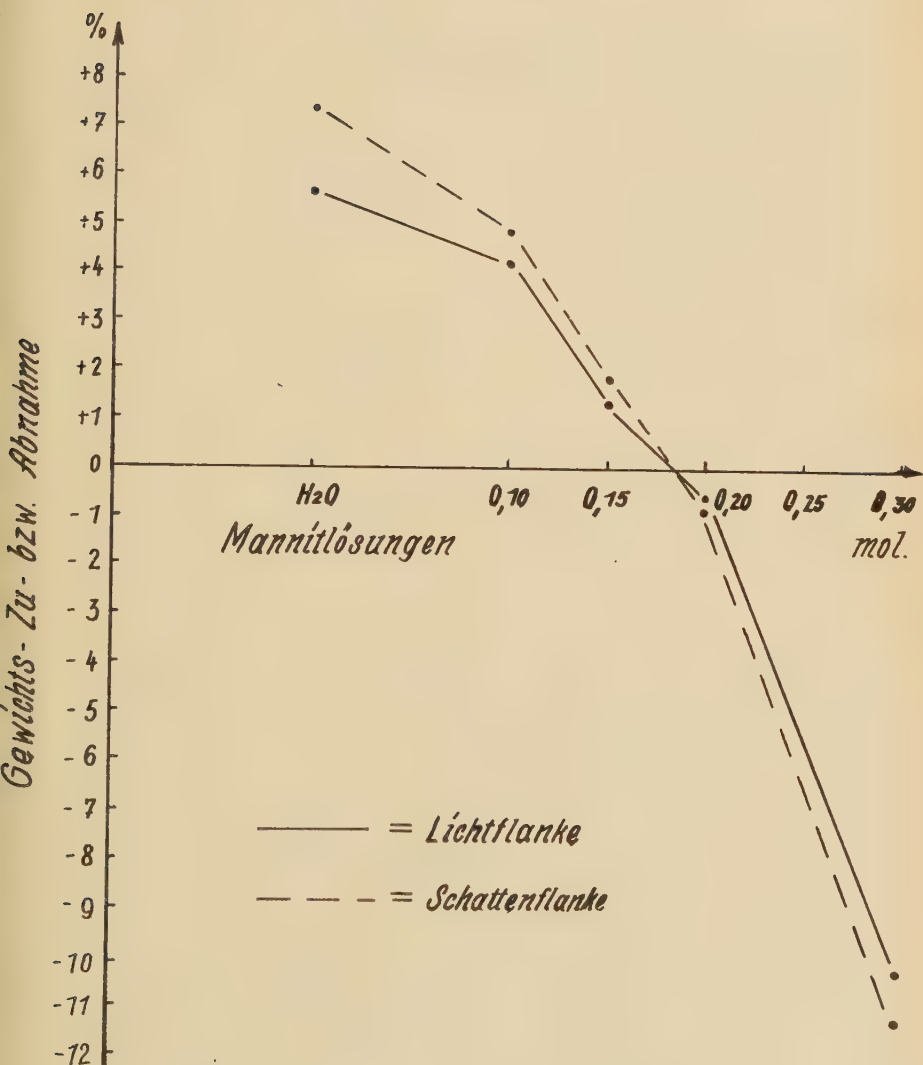


Abb.18: Saugkraftkurve der Licht- und Schattenflanke junger Stiele.

krafts- und Permeabilitätsgleichheit beider Flanken in diesem Entwicklungszustand schließen.

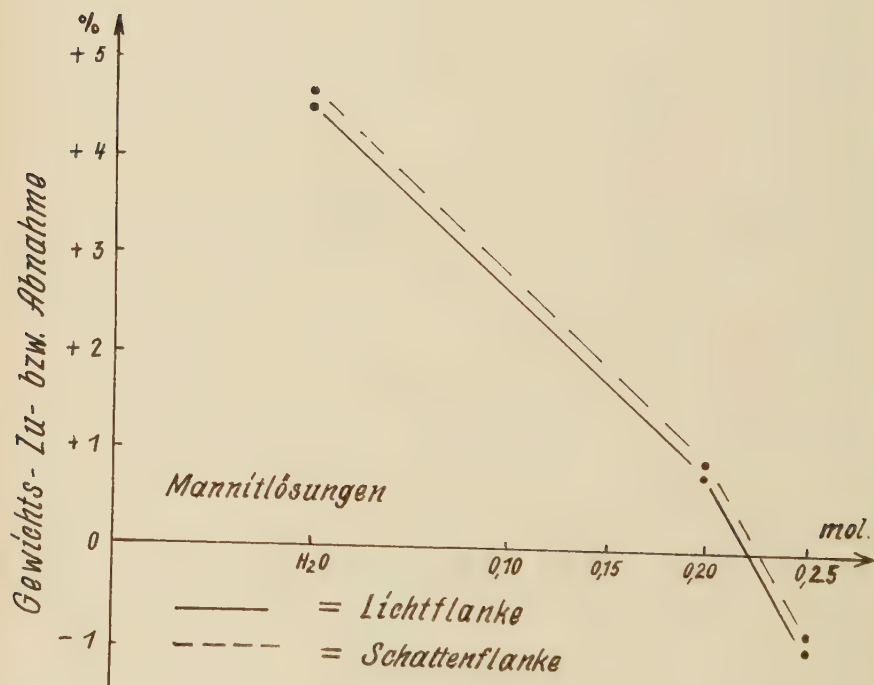


Abb. 19: Saugkraftskurve der Licht- und Schattenflanke von Fruchtstielen.

D. Diskussion

Eine Übersicht über die bisherigen Ergebnisse läßt erkennen, daß der postflorale negative Phototropismus der Fruchstiele von *Cyclamen persicum* seiner äußeren Erscheinung nach dem von *Linaria Cymbalaria* und *Tropaeolum maius* sehr ähnlich ist. Beim Vergleich des Wachstums und des Krümmungsbildes dieser Objekte ergeben sich nur kleine Unterschiede. Wie OEHLKERS (1920, 1921, 1922) fand, ist bei *Tropaeolum maius* keine unmittelbare Beziehung zwischen der Entwicklung der Samenanlagen nach der Befruchtung und der negativen Krümmung festzustellen. Bei *Cyclamen* scheint jedoch eine solche Beziehung für die negative Reaktion von Bedeutung zu sein. Die Versuchsergebnisse legen ferner den Gedanken nahe, daß für die Auslösung der Krümmung nicht der Bestäubungs- oder der Befruchtungsvorgang selbst entscheidend ist, sondern die anschließende Entwicklung der Embryonen in den Samenanlagen. Dafür spricht vor allem die mehrstündige Indifferenzphase zwischen dem Abfall der Korolle und dem Einsetzen der epinastischen Krümmung sowie die Tatsache, daß viele Stiele nach dem Abfall der Korolle keine Krümmung zeigen, wenn der Fruchtknoten nicht anzuschwellen beginnt. Möglicherweise konnte dies deshalb an anderen Objekten nicht beobachtet werden, weil bei diesen entweder die Entwicklung der Embryonen früher auf den Befruchtungsvorgang folgt, oder bereits durch die Bestäubung Wuchsstoff in den Stiel abfließt. Auch bei *Tropaeolum* und *Linaria* ist die Umstimmung keineswegs direkt an die Befruchtung gebunden. Es scheint auch hier der Fall zu sein, daß sie nicht unmittelbar mit dem Einsetzen des Wuchsstoffstroms, der nach der Befruchtung in den Stiel fließt, erfolgt, sondern durch ihn sekundär ausgelöst wird. Wie nachgewiesen wurde, ändert eine künstlich gebotene höhere Wuchsstoffkonzentration nichts an der Richtung der phototropischen Krümmungsreaktion. Die Umstimmung im phototropischen Verhalten der Fruchstiele kann also kaum mit der Wuchsstoffzunahme zusammenhängen.

Die negative Reaktion von Fruchtsielen scheint auf Grund der vorliegenden Untersuchungen in einer Erhöhung der Wuchsstoffempfindlichkeit in der Lichtflanke ihre Erklärung zu finden. Die Annahme einer gesteigerten Wuchsstoffempfindlichkeit der Lichtflanke widerspricht allerdings den Überlegungen von VAN OVERBEEK (1933), der die positive Krümmung von *Raphanus*-Keimlingen u.a. auf eine Verminderung der Wuchsstoffempfindlichkeit im Licht zurückführte. Desgleichen hatte auch schon BLAAUW (1915) eine Herabsetzung des Wachstums im Licht nachgewiesen. Nun könnte bei der negativen phototropischen Krümmung von Fruchtsielen außer einer Erhöhung der Wuchsstoffempfindlichkeit noch eine Wuchsstoffaktivierung auf der Lichtflanke eine Rolle spielen. Diese Möglichkeit wurde bei der Besprechung der Versuchsergebnisse schon angedeutet. Daß Wuchsstoff durch Licht aktiviert werden kann, haben bereits mehrere Autoren (VAN OVERBEEK, 1932; NAVEZ, 1933; THIMANN und SKOOG, 1934; AVERY, 1935; NAUNDORF, 1940) auf Grund ihrer Versuche mit verschiedenen Objekten vermutet. Die bisherigen Ergebnisse reichen jedoch noch nicht aus, um zu entscheiden, ob bei *Cyclamen persicum* ein ähnlicher Mechanismus beteiligt ist. Auf alle Fälle kann die negative Krümmung als eine echte Wachstumskrümmung angesehen werden, die möglicherweise durch eine positive, Wuchsstoff-abhängige Wachstumsreaktion der Lichtflanke zustande kommt. Diese Vermutung gründet sich auf folgende Beobachtungen: Fruchtsiele reagieren erst nach dem Einsetzen des postfloralen Wachstums negativ phototropisch, andererseits entsteht in ihnen nicht wie in jungen Stielen bei einseitiger Belichtung ein Unterschied der osmotischen Eigenschaften auf der Licht- und Schattenflanke.

Aus den letzten Versuchen dieser Arbeit läßt sich mit einiger Vorsicht schließen, daß bei jungen Stielen an der positiven Krümmung eine Variationsbewegung beteiligt ist, die jedoch mit einer Wachstumsbewegung gekoppelt zu sein scheint, denn die Tatsache, daß die Krümmung gerade in den Hauptwachstumszonen auftritt, deutet darauf hin, daß bei der gesamten Reaktion auch das Wachstum eine Rolle spielt.

Gegen eine primäre Rolle der Wachstumskomponente spricht jedoch vor allem, daß bei einseitiger Belichtung in der Licht- und Schattenflanke keine unterschiedlichen Wuchsstoffmengen aufgefunden werden konnten. Dies schließt sowohl einen Mechanismus aus, der auf einem Wuchsstoffquertransport von der Licht- zur Schattenflanke basiert, als auch einen solchen, der auf einer einseitigen IES-Zerstörung beruht. Beide Mechanismen wurden in neueren Arbeiten von GORDON und EIB (1956) und REISENER (1958) auch bei der Haferkoleoptile in Frage gestellt. Zur Unterstützung der Annahme, daß bei *Cyclamen persicum* in vivo keine asymmetrische Wuchsstoffzerstörung bei einseitiger Belichtung stattfindet, kann auch der in-vitro-Versuch angeführt werden, bei dem es nicht gelang, IES bei Zusatz von Pflanzenextrakten durch Bestrahlung mit 5 000 Lux zu inaktivieren. Möglicherweise fehlt dem System also der für die Zerstörung der IES notwendige Photosensibilisator. Dafür spricht, daß bei Versuchen mit künstlichem Riboflavin-Zusatz eine Zerstörung der β -Indolylessigsäure auftrat. Daraus ergibt sich ferner, daß die verwendete Lichtmenge für die Photolyse ausgereicht hätte. Als weiteres Argument dafür, daß bei der positiven Krümmung der Blütenstiele der Wuchsstoff-Mechanismus keine entscheidende Rolle spielen kann, dürfte die gleiche Empfindlichkeit der Licht- und Schattenflanke gegenüber β -Indolylessigsäure gewertet werden.

Die Ergebnisse der zuletzt vorgenommenen osmotischen Versuche könnte man wie folgt deuten:

Wenn bei einseitiger Belichtung die Schattenflanke in der Lage ist, mehr Wasser als die Lichtflanke aufzunehmen, müßte dies zu einer asymmetrischen Erhöhung des Turgors führen, der eine Streckung der Schattenflanke zur Folge hätte. Für diese Auffassung sprechen die Ergebnisse von GIUS (1907), der eine höhere "Turgorkraft" der Schattenflanke vermutete. GIUS belichtete Keimlinge von *Vicia*, *Phalaris* und *Panicum* submers und stellte fest, daß die Krümmung dann schwächer ausfiel als in Luft. Er führte dies darauf zurück, daß durch das Untertauchen ein Auftreten von Turgordifferenzen auf den anta-

gonistischen Flanken erschwert wird. Neuere Untersuchungen (vergl. die bereits zitierten Arbeiten von L.BRAUNER, L.u.M. BRAUNER und LEPESCHKIN, 1930) zeigten jedoch, daß bei solchen Überlegungen der Permeabilitätsfaktor nicht vernachlässigt werden darf. Aus diesen Arbeiten geht eindeutig hervor, daß bei den untersuchten Objekten die periphere Wasserpermeabilität der Lichtflanke erhöht wird.

Da auf Grund der bisherigen Versuche bei jungen Stielen von *Cyclamen persicum* die Wasserpermeabilität der Lichtflanke gegenüber der Schattenflanke verringert zu sein scheint, muß zur Erklärung der beobachteten positiven Krümmungen die Gesamtwasserbilanz der belichteten und der unbelichteten Flanke im wasserdurchströmten Organ betrachtet werden. Bei der Annahme, daß die Wasseraufnahmepermeabilität der Schattenflanke von innen her wesentlich größer ist als ihre Abgabepermeabilität gegenüber dem Außenmedium, wäre die Schattenflanke, selbst bei gleicher Saugkraft wie die der Lichtflanke, in der Lage mehr Wasser aufzunehmen als die Lichtflanke. Da nun eine positive Krümmungsrichtung auf einen Turgorabfall auf der Lichtflanke schließen läßt, muß sich die beobachtete Abnahme der Wasserpermeabilität der Lichtflanke vorwiegend in einer Behinderung der Wasseraufnahme ausgewirkt haben. Eine endgültige Entscheidung dieser Frage wird jedoch vom Verhalten von unter Wasser belichteten Stielen abhängen.

Eine Permeabilitätsverringering im Licht könnte tatsächlich dann auftreten, wenn die verantwortlichen Grenzschichten bereits von vorneherein sehr dicht sind, wenn also der limitierende Faktor bei der Wasseraufnahme nicht der elektrostatische Reibungswiderstand sondern der verfügbare mechanische Porenquerschnitt ist. In diesem Falle würde ein Ladungsverlust bei Belichtung den Diffusionsweg bereits so verengen, daß selbst der Durchtritt der kleinen Wasserdipole erschwert würde. Es ist geplant, diese theoretische Möglichkeit experimentell zu prüfen.

E. Zusammenfassung

1. Das Wachstum junger Blütenstiele von *Cyclamen persicum* ist fast über den ganzen Stiel verteilt. Es läßt sich jedoch eine Hauptwachstumszone feststellen, die mit zunehmendem Alter des Stiels gegen das apikale Ende wandert.
2. Das Wachstum der Fruchstiele erstreckt sich fast über ihre ganze Länge; hier treten in der oberen Organhälfte zwei Hauptwachstumszonen auf.
3. Bei jungen Stielen kann die Knospe, bei Fruchstielen der Fruchtknoten als Wuchsstoffquelle betrachtet werden.
4. Junge Blütenstiele reagieren vor der Befruchtung bei einseitiger lateraler Lichtreizung positiv phototropisch. Die Krümmungen liegen meist im Bereich der Hauptwachstumszone.
5. Fruchstiele zeigen bei lateraler Belichtung mit der gleichen Intensität, die bei jungen Stielen eine positive Krümmung hervorruft, eine deutliche negative Reaktion. Diese ließ sich mit keiner der geprüften Lichtstärken in eine positive Reaktion umkehren. Die Dorsal- und die Ventralflanke reagieren im gleichen Sinne wie die Lateralflanke. Die negative Reaktion der Ventralseite ist allerdings erheblich stärker.
6. Vom befruchteten Fruchtknoten fließt ein Wuchsstoffstrom in den Stiel. Der Wuchsstoffspiegel und gleichzeitig auch der IES-Oxydasenspiegel liegt hier höher als in jungen Stielen.
7. Der in den Blütenstielen von *Cyclamen persicum* hauptsächlich vorkommende Wuchsstoff ist die β -Indolylessigsäure. Möglicherweise ist auch noch ein anderes Auxin mit vorhanden.
8. Eine künstliche Erhöhung des Wuchsstoffspiegels in jungen Blütenstielen hat keine Umkehrung der normalen phototropischen Reaktion zur Folge. Die Umstimmung des phototropischen Verhaltens von Fruchstielen kann daher nicht durch eine supraoptimale Erhöhung des Wuchsstoffgehaltes bedingt sein.

9. Der Mechanismus des positiven Phototropismus junger Stiele kann nicht auf eine asymmetrische Verteilung des Wuchsstoffes auf der Licht- und der Schattenflanke zurückgeführt werden. Auch die Empfindlichkeit der beiden Flanken gegenüber Wuchsstoff ist gleich. Als primäre Ursache der positiven phototropischen Reaktion dürfte daher ein Wuchsstoff-unabhängiger Turgormechanismus in Frage kommen.
10. Versetzt man wäßrige IES-Lösungen mit dem Homogenisat junger Stiele, so ruft eine Belichtung des Gemisches keine meßbare Zerstörung des Wuchsstoffes hervor. Der Gewebeertrakt enthält also keinen wirksamen Photosensibilisator. Ein Versuch, in ihm freies Riboflavin papierchromatographisch nachzuweisen, führte zu einem negativen Ergebnis.
11. Die Analyse des negativen Phototropismus der Fruchtstiele zeigte eine Erhöhung der Wuchsstoffempfindlichkeit der Lichtflanke. Diese Reaktion könnte das Zustandekommen einer negativen Krümmung bei unveränderter Auxinverteilung erklären.

Botanische Bibliographie

- ARISZ W.H.: Untersuchungen über den Phototropismus, Rec. trav. Bot.Neêrl.12, 44-213 (1915)
- ASANA R.D.: On the relation between the distribution of auxin in the tip of Avenacoleoptile and the first negative phototropic curvature. Ann.of Bot.2, 955-957 (1938)
- AVERY G.S. jr.: Differential development of a phytohormone in the developing leaf of Nicotiana, and its relation to polarized growth. Bull. Torrey Bot. Club 62, 313 - 330 (1935)
- BENNET-CLARK T.A.: The diageotropic Behaviour of Rhizomes. J.of exp.Bot.2, 169-203 (1951)
- BELOSERSKI A.N. Praktikum der Biochemie der Pflanzen. und N.I.PROSKURJAKOW: Berlin 1956
- BEYER A.: Untersuchungen zur Theorie der pflanzlichen Tropismen. Die Beziehung zwischen geotropischer Reizung und Wachstum bei Dikotylen. Planta (Berl.) 18, 509-549 (1933)
- BLAAUW A.H.: Licht und Wachstum II. Z. Bot.7, 465-532 (1915)
- BRAUNER L.: Phototropismus und Lichtturgorreaktion.Ber. dtsh.bot.Ges.42, 59-65 (1924)
- BRAUNER L.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Wasserpermeabilität lebender Pflanzenzellen. Rev. Fac.Sc.Univ.Istanbul, 1, 50-55 (1935)
- BRAUNER L.: Untersuchungen über die phototropischen Reaktionen des Primärblattgelenkes von Phaseolus multiflorus in weißem und farbigem Licht. Rev.Fac.Univ.Istanbul, B, 13, 210-267 (1948)
- BRAUNER L.: Untersuchungen über die Photolyse des Hetero-auxins. I Z.f.Bot. 41, 291-341 (1953)
- BRAUNER L. und M.BRAUNER: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropischen Reaktion der Blattfiedern von Robinia Pseudaccacia. Rev.Fac.Sc.Univ. Istanbul, B, 12, 35-79 (1947)
- BRAUNER L.: Untersuchungen über die Photolyse des Hetero-auxins II Z.f.Bot.42, 83-124 (1954)

- BRAUNER L.: Die Beeinflussung des Stoffaustausches durch das Licht. Hdb.Pfl.Physiol.II, 381-397, Heidelberg (1956)
- BRAUNER L. und M.BRAUNER: Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Zuckerpermeabilität lebender Pflanzengewebe. Rev.Fac.Sc.Univ.Istanbul, 2, 58-72 (1936)
- BRAUNER L. und M.BRAUNER: Further Studies of the Influence of Light upon the Water intake and output of living Plant Cells. New Phytologist, 39, 104-128 (1940)
- BREMEKAMP C.: On anti phototropic curvatures occurring in the coleoptiles of Avena. Proc.Acad.Wetensch. Amsterd. 24, 177-184 (1921)
- BRÜNNING E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, Berlin 1953.
- BUSSE M.: Über die Wirkungen von β -Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel von Avenakoleoptilen. Ber.dtsch.bot.Ges. 67, (31) (1954)
- BUY H.G.Du: Über Wachstum und Phototropismus von Avena sativa. Rec.Trav.bot.Néerl. 30, 798 (1933)
- BUY H.G.Du.und E.NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen I.Ergeb.d.Biol.9, 361-544 (1932)
- BUY H.G.Du und E.NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen II.Ergeb.d.Biol.10, 207-322 (1934)
- BUY H.G.Du und E.NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen III.Ergeb.d.Biol.12, 325-541 (1935)
- CHROMETZKA P.: Zur Kenntnis der Morphologie und des Wachstoffsverhaltens der Oenothera hybrida mut. helix. Z.f.Bot.87, 267-297 (1955)
- CLARK O.L.: Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Z.f.Bot.5, 737-770 (1913)
- DARWIN Ch.B.: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart, 1881.
- DOLLFUSS H.: Wuchsstoffstudien. Planta 25, 1-21 (1936)
- GALSTON A.W.: Phototropism of stems, roots and coleoptiles. Hdb.Pfl.Physiol.17, 492-529 (1958)
- GALSTON A. und L.DALBERG: The adaptive Formation and physiological Significance of indoleacetic acid Oxydase. Am.J. of Bot.41, 373-380 (1954)

- GIUS L.: Über den Einfluß submerser Kultur auf Helio-
tropismus und fixer Lichtlage. Sitzgaber.Akad.
Wiss.Wien.Math.-naturwiss.Kl.I.116, 1593-
1651 (1907)
- GORDON S.A. and
EIB : Auxin transport in the phototropic response.
Plant Phys. 31, Suppl.XIV (1956)
- GUTTENBERG H.v. Über das Vorkommen von Auxin und Heteroauxin
und in ruhenden und keimenden Samen. Planta 35,
L.LEHLE-JOERGES: 281-296 (1948)
- KERSTAN K.: Über den Einfluß des geotropischen und helio-
tropischen Reizes auf den Turgordruck in den
Geweiben. Beitr.Biol.Pfl.2, 163-210 (1908)
- KOSANIAN N.: Die Bewegungen der Blüten- und Fruchstiele
bei der Gattung Cyclamen. Bul.Inst.Bot.Univ.
Beograd, 1, 260-286 (1930)
- KRAMER M. und
F.W. WENT: The nature of the Auxin in Tomato stem tips.
Plant Phys. 24, 207-227 (1949)
- LEOPOLD A.C.: Auxin and Plant Growth. Berkeley, 1955.
- LINSER H. und
O.KIERMAYER: Methoden zur Bestimmung pflanzlicher Wuchs-
stoffe. Wien 1957
- LINSKENS H.F.: Papierchromatographie in der Botanik.
Berlin, 1955
- LUNDEGÅRDH H.: Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des
Phototropismus. Arkiv.f.Bot.18, 1-62 (1922)
- METZNER P.: Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei
geotropisch gereizten Keimpflanzen. Ber.dtsch.
bot.Ges. 52, 506-526 (1934)
- MEYER J.: Die photolytischen Abbauprodukte der 3-Indolyl-
essigsäure und ihre physiologische Wirkung auf
das Wachstum der Avena-Koleoptile. Z.f.Bot.
46, 125-160 (1958)
- MEYER J. und
R. POHL: Neue Erkenntnisse zum Problem der phototropen
Krümmung höherer Pflanzen. Naturwiss.43, 114-
115 (1956)
- NAUNDORF G.: Untersuchungen über den Phototropismus der
Keimwurzel von Helianthus annuus.
Planta 30, 639-663 (1940)
- NAVEZ A.E.: Growth promoting substances and illumination
Prov.Nat.Acad.Sci.U.S.A. 19, 636-638 (1933)
- NITSCH J.P.: Methods for the investigation of natural auxins
and growth inhibitors. In: The chemistry and
mode of action of plant growth substances,
London, 1955.

- OEHLKERS F.: Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von *Tropaeolum maius*. Ber.d.dtsch.bot.Ges.38, 79-83 (1920)
- OEHLKERS F.: Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von *Tropaeolum maius*. Ber.d.dtsch.bot.Ges.39, 20-25 (1921)
- OEHLKERS F.: Die postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von *Tropaeolum maius* und das Problem der Umstimmung. Jahrb.d.wiss.Bot.61, 66-125 (1922)
- OVERBEEK J. van: An analysis of phototropism in dicotyledons. Proc.Kon.Acad.Wetensch. Amsterdam 35, 1325-1335 (1932)
- OVERBEEK J. van: Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. Rec.trav.Bot.Neerl.30, 537-627 (1933)
- REINERT F.: Über den Wuchsstoffgehalt der Avenakoleoptilspitze und die chemische Natur des extrahierbaren Auxin. Z.f.Naturf.56, 374-380 (1950)
- REISENER H.J.: Untersuchungen über den Phototropismus der Hafer-Koleoptile. Z.f.Bot.46, 474-504 (1958)
- SCHMITT E.M.: Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- und Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis*, *Althaea* und *Linaria*. Z.f.Bot.14, 625-674 (1922).
- SÖDING H.: Wirkt der Wuchsstoff artspezifisch ? Jahrb. wiss.Bot.82, 534-554 (1936)
- SÖDING H.: Wuchsstoffbildung und Wuchsstoffverteilung in der Kompositenstaude *Heliopsis laevis* im Laufe einer Vegetationsperiode. Flora, 132, 425-446 (1938)
- SÖDING H.: Wuchsstofflehre. Hannover, 1952.
- STOLLEY, J.: Über die Ursachen der Bewegung einiger Blütenstiele (*Cyclamen*, *Narcissus*, *Tussilago*, *Oxalis*). Jahrb.d.Bot.67, 62-104 (1927)
- STRONG F.M.: Riboflavin, Folic Acid and Biotin. in Mod. Method. Pfl. Analyse 4, 642-660 Berlin 1955.
- TANG G.W. and I.BONNER: The enzymatic inactivation of indoleacetic acid.I.Some characteristics of the enzyme contained in pea seedlings. Arch.Biochem.13, 11-25 (1947)

- THIMANN K.V. and F.SKOOG: Inhibition of bud development and other functions of growth substance in Vicia Faba. Proc. Roy. Soc. Ser. B 114, 317-334 (1944)
- WARNER T.H.: Über den Einfluß der geotropischen Reizung auf den Zucker und Säuregehalt der Sprosse. Jb.d.Bot.68, 431-497 (1928)
- WILDEN M.: Zur Analyse der positiven und negativen phototropischen Krümmung. Planta, 30, 286-287 (1939)
- WILDMANN S.C. und J.BONNER: Observations on the chemical Nature and Formation of Auxin in the Avena Coleoptile. Am.J.of Bot.35, 740-746 (1948)

D a n k s a g u n g

Für die Überlassung des Themas sowie für die freundlichen Ratschläge bei der Durchführung dieser Arbeit möchte ich meinem verehrtem Lehrer Herrn Professor Dr. Leo Brauner von Herzen danken.

Herrn Oberwerkmeister Richard Fehlner danke ich für die Anfertigung von Versuchsapparaturen und dem Institutsphotographen, Herrn Ernst Krause, für die photographischen Arbeiten.

Lebenslauf

Am 24. April 1935 wurde ich als Sohn des Bankdirektors Johann Baptist Zinsmeister und dessen Ehefrau Anita Zinsmeister, geb. Fischer, in München geboren.

Nach dem Besuch der Volksschule in München und in Kaisheim bei Donauwörth trat ich 1946 in die Klenze-Oberrealschule in München ein und wechselte 1948 in das Wilhelmsgymnasium über. Dort legte ich 1954 das Abitur ab.

Im Wintersemester 1954 immatrikulierte ich mich in München an der Ludwig - Maximilians - Universität für die Fachrichtung Biologie. Unter der Anleitung von Herrn Professor Dr. Leo Brauner arbeitete ich ab 1956 am Botanischen Institut der Universität München an meiner Dissertation. Seit November 1957 bin ich am gleichen Institut als wissenschaftliche Hilfskraft beschäftigt. Mit einer wissenschaftlichen Arbeit über die "Analyse des negativen Phototropismus" beteiligte ich mich an der 1957 von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München ausgeschriebenen Preisaufgabe und erhielt den Preis zuerkannt.

